



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**COMPARAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES RELACIONADOS
COM O USO E A CONSERVAÇÃO DE NUTRIENTES ENTRE
GRUPOS FENOLÓGICOS EM CERRADO SENTIDO RESTRITO**

Pablo Aguiar Saboya

**BRASÍLIA – DF
2014**

UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**COMPARAÇÃO DE ATRIBUTOS FOLIARES RELACIONADOS COM O USO E A
CONSERVAÇÃO DE NUTRIENTES ENTRE GRUPOS FENOLÓGICOS EM
CERRADO SENTIDO RESTRITO**

PABLO AGUIAR SABOYA

Orientadora: Prof^a. Dr^a. Mercedes Maria da Cunha Bustamante

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, como requisito parcial para a obtenção do título de Mestre em Ecologia.

Brasília–DF

2014



UNIVERSIDADE DE BRASÍLIA
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
DEPARTAMENTO DE ECOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

PABLO AGUIAR SABOYA

Título:

“Comparação de atributos foliares relacionados com o uso e a conservação de nutrientes entre grupos fenológicos em cerrado sentido restrito”

Banca Examinadora:

Profa. Dra. Mercedes Maria da Cunha Bustamante
Presidente / Orientadora
ECL/UnB

Profa. Dra. Luciola Santos Lannes
Membro Titular
UNESP

Profa. Dra. Gabriela Bielefeld Nardoto
Membro Titular
FUP/UnB

Prof. Dr. José Roberto Rodrigues Pinto
Membro Suplente
FT/UnB

Brasília, 17 de abril de 2014.

AGRADECIMENTOS

À Prof^a. Dr^a. Mercedes Maria da Cunha Bustamante, pela orientação durante o mestrado e a atenção dedicada à construção do conhecimento dentro dos moldes exigidos pelo rigor científico.

Aos membros da Banca Examinadora, Prof^a. Dr^a. Lucíola Santos Lannes e Prof^a. Dr^a. Gabriela Bielefeld Nardoto, por terem aceitado o convite e pelas importantes contribuições para o aprimoramento do trabalho.

Aos membros do programa de pós-graduação em Ecologia da Universidade de Brasília, pela boa convivência em todos os momentos. Ao prof. Dr. Augusto Cesar Franco, pela boa vontade ao disponibilizar os equipamentos e o laboratório para medição da área foliar. Ao prof. Dr. Paulo César Motta (Tri), pela boa vontade e apoio durante o mestrado. Ao prof. Dr. Fred Takahashi, pelas aulas de estatística e apoio na análise dos dados. À Dr^a. Regina Sartori pelo suporte e apoio nas rotinas do laboratório. Aos colegas do Laboratório de Ecologia de Ecossistemas (Dani, Divino, Fábio, Felipe, Fred, Júlia, Lucas e Regina), do Laboratório de Limnologia (Alan, Bruna, Gustavo, Júnior, Laís, Mariana, Paulino, Renan e Thiago) e demais amigos, foi um grande prazer conhecê-los e conviver com vocês. Aos estagiários de graduação Ingrid, Israel, Lydia, Pedro, Thalyssa e Yanara que ajudaram durante o extenso trabalho no campo (enfrentando chuva, sol e carrapatos no PNB) e/ou no laboratório (com “paciência de jó”), valeu a força galera!

Ao Luiz Felipe Formiga Silvestre pela ajuda em todos os sentidos, sua presença foi imprescindível nos momentos mais difíceis. Ao Felipe Lenti pela amizade, apoio e por ter me acolhido em sua casa nos últimos meses do mestrado. Ao Sérgio Makari por disponibilizar prontamente seu computador para a fase de conclusão do trabalho. Ao João Zacharias pela ajuda no momento necessário. Ao Paulo Rivelli por compartilhar a alegria em um momento difícil de achar graça. Ao meu pai por ter me ajudado quando precisei tratar os dentes. À minha mãe e padrinhos (Reinaldo e Monalisa) por terem acreditado na minha capacidade e ajudado materialmente e moralmente por diversas vezes ao longo da caminhada acadêmica. Ao Gilberto Cosac e ao Tamiel Jacobson pela amizade ao longo dos anos. Aos amigos da chapada dos veadeiros por fazerem eu me sentir em casa. À galera da engenharia florestal pelos momentos de descontração após os dias de trabalho. Um grande abraço e muita gratidão aos grandes irmãos e irmãs que partilharam o caminho durante esses dois anos de mestrado. Felizmente muitas pessoas me ajudaram e infelizmente não tenho como citar todas, no entanto

tenham certeza de que seus nomes podem não estar gravados no papel, mas estão gravados no coração.

Ao CNPq pela bolsa de estudos concedida. Ao projeto SISBIOTA – ComCerrado: “Diversidade biológica do Cerrado: estrutura e padrões” pelo apoio financeiro e suporte para a instalação dos módulos de pesquisa e realização das coletas de campo. Ao Parque Nacional de Brasília (PNB) e ao SISBIO pela permissão para realizar o trabalho de campo no PNB.

RESUMO

A fenologia foliar está relacionada com a eficiência de uso e conservação de água e nutrientes em plantas perenes. Os atributos foliares são importantes indicadores das estratégias funcionais das espécies vegetais arbóreas e influenciam fortemente o funcionamento dos ecossistemas. O cerrado sentido restrito é uma fitofisionomia associada a solos distróficos, regime de queima frequente e um clima sazonal, com invernos secos e verões chuvosos. Considerando que espécies sempre-verdes e decíduas são observadas em uma mesma área de cerrado sentido restrito, o principal objetivo do presente trabalho foi comparar os grupos fenológicos quanto aos atributos foliares de uso (área foliar específica e teores de nutrientes foliares) e conservação de nutrientes (eficiência e proficiência de ressorção). É esperado que as espécies decíduas compensem o período sem folhas e o menor tempo de vida máximo da folha em relação às espécies sempre-verdes com uma maior área foliar específica (maior investimento em área foliar em detrimento da massa foliar), maiores teores de nitrogênio (N) e fósforo (P) foliares (maior potencial fotossintético) e uma maior eficiência de ressorção de N e P foliares (maior conservação desses nutrientes). Adicionalmente, é esperado que os atributos foliares das espécies decíduas sejam mais fortemente influenciados pelas características do solo devido às estratégias necessárias para compensar o período sem folhas e o custo para construção de folhas novas. O trabalho foi conduzido entre junho de 2012 e dezembro de 2013 no Parque Nacional de Brasília, onde foi instalado um módulo SISBIOTA – ComCerrado de pesquisa de longa duração, composto por dez parcelas com 500 m², distribuídas em intervalos de 1 km ao longo de duas trilhas principais com 5 km de comprimento e distanciadas 1 km entre si. O grupo de espécies selecionadas foi composto pelas espécies com maior Índice de Valor de Importância, responsáveis por aproximadamente 70 % da biomassa lenhosa seca total, com dez espécies

decíduas e cinco sempre-verdes. Os grupos fenológicos não mostraram diferenças significativas quanto aos teores de nutrientes (N, P, K, Ca e Mg) por massa nas folhas verdes e senescentes. As espécies decíduas mostraram uma maior área foliar específica e uma maior eficiência de ressonância de P foliar, indicando um maior investimento em área foliar para captação luminosa em detrimento da massa foliar e uma maior conservação de P foliar no indivíduo em comparação com as sempre-verdes. A alta razão N/P foliar (20,1) em conjunto com a menor variação nos teores foliares de P e a comparação dos parâmetros de ressonância sugere que a limitação por P seja mais importante do que limitação por outros nutrientes em nível de comunidade. A limitação por P em nível de comunidade ressalta a importância da conservação desse nutriente. O teor de P foliar das sempre-verdes mostrou relação positiva com o teor de P disponível do solo. A proficiência de ressonância de P foliar das sempre-verdes mostrou relação negativa com a concentração de P disponível e com o índice de saturação de alumínio do solo. A eficiência de ressonância de P foliar das sempre-verdes mostrou relação negativa com o índice de saturação de alumínio do solo. As espécies decíduas mostraram uma maior eficiência de ressonância de P foliar e uma menor resposta quanto ao teor de P nas folhas verdes, a proficiência e a eficiência de ressonância de P foliar em relação à influência das características do solo quando comparadas com as sempre-verdes, sugerindo uma maior dependência da ciclagem do nutriente no indivíduo em detrimento da disponibilidade do nutriente no solo. A maior eficiência de ressonância de P foliar sugere uma ciclagem de P ainda mais conservativa para as decíduas do que para as sempre-verdes em cerrado sentido restrito.

Palavras-chave: savanas neotropicais, sempre-verdes, decíduas, ressonância de nutrientes, área foliar específica

ABSTRACT

Leaf phenology in perennial plants, in particular, is related to water and nutrient use efficiency and conservation. Leaf traits are important indicators of functional strategies for tree species and strongly influence ecosystem functioning. Cerrado *stricto sensu* is a phytophysionomy associated with dystrophic soils, frequent fires, and seasonal precipitation, with dry winters and rainy summers. Considering that evergreen and deciduous species are observed in the same area of cerrado *sensu stricto*, the main objective of this study was to compare these phenological groups concerning their leaf traits related to nutrient use (specific leaf area and leaf nutrient contents) and conservation (resorption efficiency and proficiency). It is expected that the deciduous species compensate the leafless period and the shorter maximum life span in relation to evergreen species with a higher specific leaf area (greater investment in leaf area at the expense of leaf mass), higher leaf nitrogen (N) and phosphorus (P) contents (greater photosynthetic potential) and higher leaf N and P resorption efficiency (greater retention of these nutrients). Additionally, it is expected that leaf traits of deciduous species are more strongly influenced by soil characteristics due to strategies to compensate for the leafless period and the cost of building new leaves. The work was conducted between June 2012 and December 2013 at the Brasilia National Park, where a SISBIOTA – ComCerrado research of long duration module was installed, consisting of ten plots with 500 m² interspaced with 1 km along two main trails 5 km long and 1 km apart from each other. The group of selected species was composed by species with the highest Importance Value Index, accounted for approximately 70% of total dry woody biomass, with ten deciduous and five evergreens species. The phenological groups did not show significant differences of the nutrient contents (N, P, K, Ca and Mg) per mass in the green and senesced leaves. Deciduous species showed higher specific leaf area and leaf P resorption efficiency, indicating a greater

investment in leaf area for light capture at the expense of leaf mass and greater retention of foliar P in the individual compared to evergreens. The high leaf N/P ratio (20.1) together with the shorter variation in foliar P content and the parameters of resorption suggests that the limitation of P is more important than limitation by other nutrients at the community level. The P limitation at community level underscores the importance of conservation of this nutrient. The leaf P content of evergreens showed a positive relation with soil P content. The leaf P resorption proficiency of evergreens showed a negative relation with the soil P content and the aluminum saturation index. The leaf phosphorus resorption efficiency of evergreens showed a negative relation with the soil aluminum saturation index. Deciduous species showed higher foliar P resorption efficiency and a lower response on the leaf P content in green leaves and foliar P resorption proficiency and efficiency in relation to the influence of soil characteristics when compared with evergreens, suggesting increased dependence on nutrient cycling in the individual at the expense of nutrient availability in the soil. The higher leaf P resorption efficiency suggests a more conservative cycling of this nutrient for the deciduous than for the evergreens species at cerrado stricto sensu.

Keywords: neotropical savannas, evergreens, deciduous, resorption of nutrients, specific leaf area.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Mapa do Brasil e da localização do Parque Nacional de Brasília no Distrito Federal (Farias <i>et al.</i> , 2008).....	11
Figura 2. Representação do módulo com indicação da metragem de início das parcelas (trilhas secundárias). As duas linhas mais grossas e paralelas representam as trilhas principais (adaptado do PPBio).....	12
Figura 3. Esquema da disposição do corredor da parcela e da área amostral (verde). A trilha está representada em linha reta para facilitar a visualização. No campo a trilha segue a curva de nível do terreno (adaptado do PPBio).....	12
Figura 4. Distribuição espacial das trilhas (linhas pretas) e nomenclatura das parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	13
Figura 5. Mapa de solos com a localização do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília (retângulo com transparência) indicada por uma seta azul. Tonalidades amarelas indicam Latossolo Vermelho-amarelo (LVA) e tonalidades vermelhas indicam Latossolo Vermelho (LV) (Adaptado de Farias <i>et al.</i> , 2008)	14
Figura 6. (A) Esquema representando o delineamento dos pontos-quadrante ao longo do corredor da parcela do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília. O corredor está representado em linha reta para facilitar a visualização. No campo a trilha segue a curva de nível do terreno. (B) Esquema representando os indivíduos selecionados e os quadrantes do ponto	15
Figura 7. Esquema representando a área amostral e os pontos de coleta de solo em uma parcela. A parcela está representada em linha reta para facilitar a visualização, no campo segue a curva de nível do terreno	22
Figura 8. Características químicas do solo nas parcelas do módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade	27
Figura 9. Características químicas do solo nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade	28
Figura 10. Textura e razão $C_{orgânico}/N_{total}$ do solo nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade.	29
Figura 11. Proporção da soma da biomassa lenhosa seca total acumulada (BSac%) em relação ao índice de valor de importância (IVI) das espécies amostradas no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	31
Figura 12. Parâmetros de estrutura da comunidade de arbóreas em relação aos grupos fenológicos entre as parcelas ao longo das linhas de amostragem (N e S) do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	33

Figura 13. Área foliar específica (AFE) e teores de nutrientes por área foliar para os indivíduos das 10 espécies decíduas (n = 99) e 5 espécies sempre-verdes (n = 38) amostrados no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.....	34
Figura 14. Frequência de distribuição dos teores de fósforo nas folhas senescidas ($P_{sen} \text{ g.kg}^{-1}$) e verdes ($P \text{ g.kg}^{-1}$), por grupo fenológico, para os indivíduos (decíduos = 99, sempre-verdes = 38) amostrados no Parque Nacional de Brasília.....	38
Figura 15. Frequência de distribuição dos teores de nitrogênio nas folhas senescidas ($N_{sen} \text{ g.kg}^{-1}$) e verdes ($N \text{ g.kg}^{-1}$), por grupo fenológico, para os indivíduos (decíduos = 99, sempre-verdes = 38) amostrados no Parque Nacional de Brasília	39
Figura 16. Eficiência de ressorção de fósforo foliar para os indivíduos das 10 espécies decíduas (n = 99) e 5 espécies sempre-verdes (n = 38) amostrados no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília	39
Figura 17: Modelos mistos (LMM) gerados pelo efeito das características do solo para os atributos foliares dos indivíduos agrupados por espécie e separados pelo grupo fenológico das 10 espécies decíduas (n = 99) e 5 espécies sempre-verdes (n = 38) no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília	43

LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Distribuição dos indivíduos selecionados para as coletas nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	19
Tabela 2. Características edáficas nos intervalos de profundidade 0-10 cm e 10-20 cm, considerando a média para todas as parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	26
Tabela 3. Riqueza de espécies e proporções das decíduas (DC %) em relação às sempre-verdes e do índice de valor de importância (IVI %) em relação ao IVI total do levantamento fitossociológico do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.....	30
Tabela 4. Parâmetros de estrutura da vegetação arbórea amostrada no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília, separada por grupo fenológico.....	31
Tabela 5. Comparação da área foliar específica e teores de nutrientes por área foliar entre os grupos fenológicos das espécies amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília. Decíduas (n = 99), Sempre-verdes (n = 38)	35
Tabela 6. Comparação das eficiências de ressorção e dos teores de nutrientes por massa foliar entre os grupos fenológicos das espécies amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília. DC = decíduas (n = 99), SV = sempre-verdes (n = 38)	36
Tabela 7. Teores de nitrogênio das espécies da família Fabaceae amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.....	37
Tabela 8. Médias dos atributos foliares para todas as espécies amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.....	40
Tabela 9. Características do solo consideradas significativas como termos preditores para a variação dos atributos foliares no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília, separadas por grupo fenológico.....	42

SUMÁRIO

Resumo	iii
Abstract.....	v
Lista de figuras	vii
Lista de tabelas	ix
1. Introdução	1
2. Revisão bibliográfica	3
3. Objetivos	9
4. Hipóteses	9
5. Material e Métodos	10
5.1 Área de estudo.....	10
5.2 Levantamento fitossociológico	14
5.3 Classificação da fenologia foliar.....	16
5.4 Amostragem das folhas verdes e senescidas.....	16
5.4.1 Seleção das espécies vegetais lenhosas e indivíduos	16
5.4.2 Coleta das folhas verdes e senescidas	17
5.5 Processamento das folhas e mensuração dos atributos foliares	20
5.5.1 Folhas verdes.....	20
5.5.2 Folhas senescidas	20
5.5.3 Determinação dos nutrientes foliares	21
5.5.4 Ajuste para eficiência de ressorção (perda de massa e área foliar).....	21
5.6 Amostragem e determinação dos nutrientes do solo	22
5.6.1 Coleta das amostras de solo	22
5.6.2 Processamento das amostras de solo.....	22
5.6.3 Determinação dos nutrientes do solo	23
5.7 Análises estatísticas	23
6. Resultados	25
6.1 Análise de solos	25
6.2 Estrutura e composição da comunidade.....	30
6.3 Comparação dos atributos foliares entre os grupos fenológicos.....	33
6.4 Diferenças entre os grupos fenológicos em relação à influência das características do solo nos atributos foliares	40

7. Discussão	44
8. Conclusões	51
9. Referências bibliográficas	53
Anexos.....	59

1. INTRODUÇÃO

A vegetação do Cerrado é determinada principalmente pela sazonalidade climática com invernos secos e verões chuvosos (Eiten, 1972), as características edáficas (Lopes & Cox, 1977, Furley & Ratter, 1988) e a ocorrência do fogo (Miranda *et al.*, 2002). No Cerrado, como em outras savanas tropicais, as estratégias fenológicas estão diretamente relacionadas com as adaptações à sazonalidade climática (Sarmiento *et al.*, 1985). A fenologia foliar é uma importante estratégia adaptativa para as espécies vegetais lenhosas e influencia a ciclagem de nutrientes e a estrutura da comunidade (Sarmiento *et al.*, 1985; Aerts, 1999; Richardson *et al.*, 2013).

A presença de espécies sempre-verdes e decíduas em uma mesma área de cerrado sentido restrito (Franco *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006) sugere uma heterogeneidade de estratégias para o uso e a conservação de água e nutrientes. Alguns trabalhos já objetivaram identificar diferenças entre os grupos fenológicos quanto à profundidade de raízes ou regulação estomática (Jackson *et al.*, 1999; Bucci *et al.*, 2005). No entanto a profundidade de raízes ativas e a partição de água não foi claramente diferenciada pela fenologia das espécies (Jackson *et al.*, 1999) e os grupos fenológicos também não mostraram diferenças quanto à resposta estomática (Bucci *et al.*, 2005).

Por outro lado, comparando espécies nativas de diferentes grupos fenológicos em cerrado sentido restrito foi verificado que as espécies sempre-verdes mostraram uma menor área foliar específica, assimilação máxima de CO₂ e concentrações de nitrogênio e fósforo foliar em relação às decíduas (Franco *et al.*, 2005). Isto indica que as decíduas podem compensar o período sem folhas com um maior investimento em potencial fotossintético e área foliar para captação luminosa em detrimento da massa foliar (Franco *et al.*, 2005). O maior investimento em nutrientes para aumentar o potencial fotossintético e o período sem folhas sugerem que as espécies decíduas apresentam uma maior demanda de nutrientes em um

período mais limitado de tempo e conseqüentemente uma maior dependência da disponibilidade de nutrientes em comparação com as sempre-verdes.

Devido à baixa disponibilidade de nutrientes nos diferentes componentes do ecossistema as espécies nativas do Cerrado também expressam atributos foliares relacionados com estratégias altamente conservativas quanto ao uso de nutrientes e conseqüentemente geram uma serapilheira com baixo teor de nutrientes e baixa taxa de decomposição (Nardoto *et al.*, 2006; Kozovits, 2007). O processo pelo qual os vegetais retranslocam os nutrientes foliares para outros tecidos durante a senescência foliar é denominado ressorção (Killingbeck, 1996). A ressorção de nutrientes foliares é uma importante estratégia para a conservação de nutrientes e influencia fortemente a ciclagem de nutrientes via serapilheira (Chapin III, 1993; Aerts, 1999).

Ambos os grupos fenológicos apresentam um fluxo de construção de folhas novas concentrado predominantemente no final da estação seca (Sarmiento *et al.*, 1985). No entanto as espécies decíduas apresentam um fluxo foliar temporalmente mais limitado em comparação com as sempre-verdes, portanto uma maior ressorção de nutrientes foliares também pode ser uma estratégia adequada para compensar o tempo sem folhas e diminuir a dependência da disponibilidade externa de nutrientes para construção de folhas novas, priorizando a ciclagem interna de nutrientes e diminuindo a disponibilização de nutrientes via serapilheira. As espécies do Cerrado apresentam uma alta proficiência e eficiência de ressorção de nutrientes foliares, principalmente o fósforo (Nardoto *et al.*, 2006; Kozovits, 2007).

As diferenças nas características foliares entre os grupos fenológicos são importantes para o entendimento das estratégias adaptativas das espécies e suas relações com a ciclagem de nutrientes no ecossistema (Aerts, 1999; Richardson *et al.*, 2013). No entanto poucos estudos foram realizados abordando as diferenças nos padrões de ressorção entre os grupos fenológicos para o cerrado (Nardoto *et al.*, 2006; Kozovits, 2007). Apesar dos estudos

abordando a comparação de outros atributos foliares (ex. teor de nutrientes e área foliar específica) entre grupos fenológicos em cerrado serem um pouco mais numerosos (Franco *et al.*, 2005; Araújo & Haridasan, 2007; Carvalho *et al.*, 2007; Cianciaruso *et al.*, 2013), esses trabalhos não consideram a relação entre os atributos foliares das espécies e a estrutura da comunidade.

As relações entre as estratégias fenológicas e o conjunto de atributos foliares relacionados com o uso (área foliar específica e teor de nutrientes foliares) e a conservação de nutrientes (ressorção de nutrientes foliares) continuam sendo uma questão em aberto para a vegetação do Cerrado. As características que proporcionam as estratégias para conservação de recursos e sua relação com os grupos fenológicos e a estrutura da comunidade são importantes informações para melhorar a compreensão sobre a ciclagem de nutrientes entre os diferentes compartimentos do ecossistema, auxiliando na elaboração de modelos para produtividade primária e previsões de respostas a mudanças ambientais.

2. REVISÃO BIBLIOGRÁFICA

Os ecossistemas podem ser compreendidos pela estruturação das interações entre a biota e o meio abiótico. Os processos ecossistêmicos são influenciados pelas características das espécies presentes, enquanto a presença das espécies depende das características necessárias para sobreviver diante da combinação de condições abióticas e da biota local (Keddy, 1992). A vegetação é responsável pela produtividade primária e exerce forte controle sobre a ciclagem de nutrientes, influenciando significativamente os ciclos biogeoquímicos e os fluxos energéticos relacionados com o funcionamento dos ecossistemas (ChapinIII, 1993).

A produtividade primária e outros processos ecossistêmicos são frequentemente limitados pela disponibilidade de nutrientes (Aerts & ChapinIII, 2000; Elser, 2007). A limitação por nutrientes pode estar relacionada com qualquer processo biogeoquímico onde a disponibilidade de um ou mais elementos limita o ciclo de outro elemento (Townsend *et al.*,

2011). O nitrogênio (N) e o fósforo (P) têm sido amplamente evidenciados como nutrientes limitantes para a vegetação (ChapinIII *et al.*, 1986; Aerts & ChapinIII, 2000; Elser *et al.*, 2007; Vitousek *et al.*, 2010). A importância desses elementos está relacionada com sua função em processos essenciais para o metabolismo da planta. O N é um elemento importante para a formação de proteínas e, portanto, está relacionado com toda atividade enzimática, o P é o elemento formador da adenosina trifosfato (ATP) que tem função essencial para transferência de energia nas células, enquanto ambos são importantes elementos estruturais em ácidos nucleicos (Marschner, 2012).

Nos estágios iniciais da formação do solo, considerando que a maior parte dos ecossistemas está sobre material de origem desprovido de N, os ecossistemas tendem a ser limitados por N e com o tempo acumulam N pela fixação biológica de nutrientes e, em menor grau, pela deposição atmosférica (Walker & Syers, 1976). Por outro lado, a principal fonte de P é o intemperismo das rochas, considerando que ecossistemas em solos mais antigos acumularam mais N e sofreram maiores perdas de nutrientes com a lixiviação, tendem a ser mais limitados por P (Walker & Syers, 1976). Entretanto, outros estudos mostram que em alguns ecossistemas o tipo da limitação por nutrientes pode não estar de acordo com o padrão proposto em relação ao tempo de formação do solo. Os processos biogeoquímicos não ocorrem isolados e podem ser colimitados por múltiplos nutrientes ou apresentar diferentes graus de limitação por diferentes elementos (Townsend *et al.*, 2011). Em floresta amazônica de “Terra Firme”, por exemplo, a adição de cálcio (Ca) estimulou mais o crescimento de raízes finas do que a adição de N e/ou P e a taxa de crescimento de raízes finas foi fortemente correlacionada com a concentração de cálcio (Ca) e magnésio (Mg) da serapilheira, indicando limitação por Ca e Mg (Cuevas & Medina, 1988).

A razão N/P foliar pode estar relacionada com diferentes fatores dependendo do ambiente em questão, por outro lado, as conclusões de meta-análises com experimentos de

fertilização em campos alagados de clima temperado sugerem que a razão N/P pode ser utilizada para inferir o grau de limitação desses nutrientes (Koerselman & Meuleman, 1996; Gusewell, 2003). No entanto não há um consenso sobre a amplitude da razão N/P indicativa do limiar para cada tipo de limitação. Para Koerselman & Meuleman (1996), por exemplo, uma razão N/P menor do que 14 indica a limitação por N, uma razão N/P maior do que 16 indica a limitação por P e uma razão N/P maior do que 14 e menor do que 16 indica a mútua limitação por N e P. Enquanto Gusewell *et al.* (2003) consideram como indicativa da limitação por N ou P uma razão N/P menor do que 10 ou maior do que 20 respectivamente, com a faixa intermediária ($10 < \text{N/P} < 20$) indicando uma limitação mútua. Fatores como o regime de fogo, a herbivoria, a capacidade de associação para fixação biológica de nitrogênio e outras características genéticas e intrínsecas às espécies também podem influenciar fortemente e determinar os padrões para razão N/P foliar de uma comunidade (Gusewell, 2004). Em savanas, por exemplo, a variação sazonal da razão N/P e os resultados de experimentos de fertilização não são consistentes com os valores críticos de previsão para limitação por N ou P em regiões de clima temperado (Ludwig *et al.*, 2001; Cech *et al.*, 2008). A comparação de cinco diferentes áreas em floresta tropical também mostrou que a variação da razão N/P foliar entre espécies, em um mesmo tipo de solo pode exceder a variação entre diferentes tipos de solo (Townsend *et al.*, 2007).

A mobilização de nutrientes dos tecidos senescentes para outros tecidos da planta permite uma menor dependência da disponibilidade de nutrientes no local, sendo por isso uma importante estratégia adaptativa para plantas perenes devido ao alto custo para aquisição de nutrientes em ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes (Aerts & Chapin III, 2000; Vitousek, 1982). O processo de mobilização dos nutrientes de tecidos senescentes para outros tecidos da planta é denominado ressorção (Killingbeck, 1986). A biomassa foliar é um importante componente da serapilheira, portanto, a ressorção de nutrientes foliares reduz

significativamente a concentração de nutrientes na serapilheira e consequentemente a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas (Vitousek, 1982).

O estudo quantitativo da ressorção apresenta três conceitos complementares (Killingbeck, 1996). A eficiência de ressorção é proporção de nutrientes removidos dos tecidos senescidos em relação ao total de nutrientes presentes no tecido maduro (Killingbeck, 1996). A proficiência de ressorção é inversamente relacionada com a concentração de nutrientes remanescentes nos tecidos senescidos, sendo um indicador da qualidade nutricional da serapilheira disponibilizada para a ciclagem de nutrientes (Killingbeck, 1996). A proficiência é considerada alta em plantas que reduzem a concentração foliar de N e P para valores menores que 0,7% e 0,05%, respectivamente (Killingbeck, 1996). A ressorção potencial é a proficiência máxima ou quantidade de nutrientes fisiologicamente retranslocáveis, sendo uma referência para comparação dos resultados obtidos em diferentes trabalhos (Killingbeck, 1996).

A fenologia foliar também pode exercer um importante papel para a conservação de nutrientes dos indivíduos e influenciar a ciclagem de nutrientes nos ecossistemas, sendo um importante fator para o entendimento da estrutura da comunidade (Givnish, 2002). Trabalhando com espécies arbóreas em diferentes tipos de floresta (pinheiros, pântanos mistos e ciprestes) da Flórida, Monk (1966) verificou que em ambientes distróficos há uma tendência de espécies sempre-verdes serem dominantes em relação às decíduas, enquanto em ambientes mesotróficos há uma tendência oposta. Desde o trabalho de Monk (1966), diversos trabalhos foram realizados buscando determinar a significância adaptativa das características relacionadas com as estratégias fenológicas em relação à disponibilidade de nutrientes. Alguns trabalhos sugerem que a dominância das sempre-verdes em ambientes distróficos está relacionada com a retroalimentação positiva entre as características das espécies dominantes e a disponibilidade de nutrientes nos diferentes componentes do ecossistema (Vitousek, 1982;

Chapin III, 1993; Aerts, 1999). No entanto, em ambientes de savanas neotropicais é observada a coexistência de espécies com diferentes estratégias fenológicas em uma mesma área (Sarmiento *et al.*, 1985; Morais *et al.*, 1995; Franco *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006).

Comparando espécies nativas de diferentes grupos fenológicos em cerrado sentido restrito, Franco *et al.* (2005) verificaram que as espécies sempre-verdes mostraram uma menor área foliar específica, assimilação máxima de CO₂ e concentrações de nitrogênio e fósforo foliares em relação às decíduas. Isto indica que as decíduas apresentam um maior investimento em componentes fotossintéticos e área foliar para captação luminosa em detrimento da massa foliar, o que de acordo com o modelo teórico de Kikuzawa (1995) sugere a manutenção de um menor tempo de vida máximo da folha. Trabalhos realizados em outros biomas também mostram que a estratégia de conservação de nutrientes das espécies sempre-verdes é geralmente evidenciada pela confecção de folhas com uma baixa concentração de nutrientes e uma elevada longevidade (Kikuzawa, 1995; Aerts, 1996).

Em meta-análise de dados globais, Killingbeck (1996), concluiu que espécies sempre-verdes apresentam uma maior proficiência de ressorção de P e uma menor concentração de N e P do que espécies decíduas. Entretanto, Aerts (1996), em outra meta-análise de dados globais, concluiu que a síntese de folhas com uma baixa concentração de nutrientes e o longo tempo de vida da folha é mais importante do que a ressorção de nutrientes para conservação de nutrientes das sempre-verdes. Em uma meta-análise mais recente com dados de cinco continentes, Vergutz *et al.* (2012), verificaram uma maior concentração de N, maior eficiência de ressorção de N, K e Mg e uma menor proficiência de ressorção de P nas decíduas.

A composição e a estrutura das comunidades estão relacionadas com as estratégias de sobrevivência e reprodução mais eficientes diante do ambiente e da biota local (Grime, 1974; Keddy, 1992). Espécies típicas de ambientes com uma baixa disponibilidade de nutrientes nos diferentes componentes em nível de ecossistema geralmente apresentam estratégias altamente

conservativas para o uso de nutrientes, enquanto espécies típicas de ambientes com maior disponibilidade de nutrientes geralmente apresentam características que permitem uma maior taxa de aquisição de recursos e um crescimento rápido (Vitousek, 1982; Chapin III, 1993; Aerts, 1999). Por outro lado, a coexistência das espécies em um mesmo local sugere uma diferenciação de nicho, indicando que o conjunto de espécies pode apresentar diferentes estratégias de sobrevivência de acordo com as oportunidades ecológicas de cada comunidade (Keddy, 1992; Westoby *et al.*, 2002).

O cerrado sentido restrito está estabelecido predominantemente em solos antigos, altamente intemperizados, ácidos, distróficos e com alta saturação de alumínio (Lopes & Cox, 1977; Furley & Ratter, 1988). Diversas espécies típicas do cerrado possuem atributos foliares relacionados com uma estratégia altamente conservativa para o uso de nutrientes (Nardoto *et al.*, 2006). A investigação da razão N/P de espécies típicas em cerrado sentido restrito mostrou uma maior limitação por P do que por N, tanto em nível de ecossistema, quanto em nível de espécie (Nardoto *et al.*, 2006; Araújo & Haridasan, 2007). Trabalhos com espécies nativas em cerrado sentido restrito também verificaram uma maior eficiência de ressorção para o P, corroborando a limitação inferida a partir da razão N/P (Nardoto *et al.*, 2006, Kozovits *et al.*, 2007).

Nardoto *et al.* (2006), trabalhando com cinco espécies sempre-verdes e cinco decíduas e Kozovits *et al.* (2007), trabalhando com três decíduas e duas sempre-verdes, ambos conduzidos em cerrado em cerrado sentido restrito, não observaram diferenças para os padrões de ressorção entre os grupos fenológicos em suas parcelas controle. Nardoto *et al.* (2006), comparando áreas protegidas do fogo com áreas que sofreram queimas, verificaram um aumento da concentração de alguns nutrientes foliares para ambos os grupos fenológicos. Em experimento de fertilização, apenas o grupo das espécies decíduas apresentou diferenças significativas em relação à ressorção pelo efeito de algum tratamento, mostrando uma menor

eficiência de ressorção de N no tratamento com adição de N+P (Kozovits *et al.*, 2007). Apesar da maior disponibilidade de N e P verificada no solo com a fertilização em experimento, não foi observado um aumento significativo das concentrações foliares de N e P, exceto em uma espécie decídua (*Blepharocalyx salicifolius*), que mostrou maior concentração foliar de P no tratamento com adição de P (Kozovits *et al.*, 2007).

3. OBJETIVOS

- 1- Comparar os atributos foliares relacionados com o uso e a conservação de nutrientes (área foliar específica, concentração de nutrientes, eficiência e proficiência de ressorção de nutrientes) de espécies lenhosas com diferentes fenologias vegetativas (espécies sempre-verdes e decíduas).
- 2- Comparar os grupos fenológicos em relação ao índice de valor de importância, a riqueza de espécies e a contribuição para a biomassa da comunidade de lenhosas.
- 3- Avaliar os atributos foliares entre os grupos fenológicos em relação às variações nas características químicas do solo.

4. HIPÓTESES

Pergunta_1: Os grupos fenológicos se diferenciam quanto aos atributos foliares (área foliar específica, concentração de nutrientes, eficiência e proficiência de ressorção de nutrientes)?

Hipótese_1.1: O grupo de espécies decíduas apresenta uma maior área foliar específica e maiores teores de nitrogênio e fósforo nas folhas verdes devido ao maior investimento na capacidade fotossintética em detrimento de estruturas para resistência física em comparação com as sempre-verdes que geralmente apresentam um maior tempo de vida máximo da folha em cerrado sentido restrito (Franco *et al.*, 2005).

Hipótese_1.2: O grupo de espécies decíduas apresenta uma maior eficiência de ressorção de nutrientes foliares. Uma maior eficiência de ressorção de nutrientes foliares possibilita que as espécies decíduas compensem o período sem folhas e o custo para construção de folhas novas

conservando uma maior proporção desses nutrientes no indivíduo durante a senescência foliar, permitindo a utilização desses nutrientes para construção das folhas novas e aumentando o tempo de residência desses nutrientes na planta.

Pergunta_2: Os grupos fenológicos se diferenciam quanto às variações nos atributos foliares em relação às características químicas do solo?

Hipótese_2.1: Os atributos foliares do grupo de espécies decíduas respondem mais fortemente às variações nas características químicas do solo. Considerando que as espécies decíduas são limitadas pelo período sem folhas e necessitam de uma maior capacidade fotossintética para compensar o custo de produção das folhas em relação às sempre-verdes que geralmente mantêm um maior tempo máximo de vida da folha, é esperado que estas respondam mais fortemente às variações na disponibilidade de nutrientes do solo. Espécies com maior potencial fotossintético geralmente demandam uma maior concentração de nutrientes foliares e tendem a ser mais sensíveis à disponibilidade de nutrientes (Aerts & ChapinIII, 2000).

5. MATERIAL E MÉTODOS

5.1. ÁREA DE ESTUDO

O estudo foi conduzido no Parque Nacional de Brasília (PNB), situado entre os paralelos 15°45' e 15°45' (latitude Sul) e os meridianos 47°53' e 48°05' (longitude Oeste) (Figura 1). O PNB ocupa uma área de aproximadamente 42 mil hectares com altitude variando entre 1000 e 1200 metros. O clima é classificado como Aw pela classificação de Köppen, com precipitação média interanual entre 1200 e 1700 milímetros e temperatura média anual entre 18°C e 22°C e a fitofisionomia predominante é o cerrado sentido restrito (Farias *et al.*, 2008).

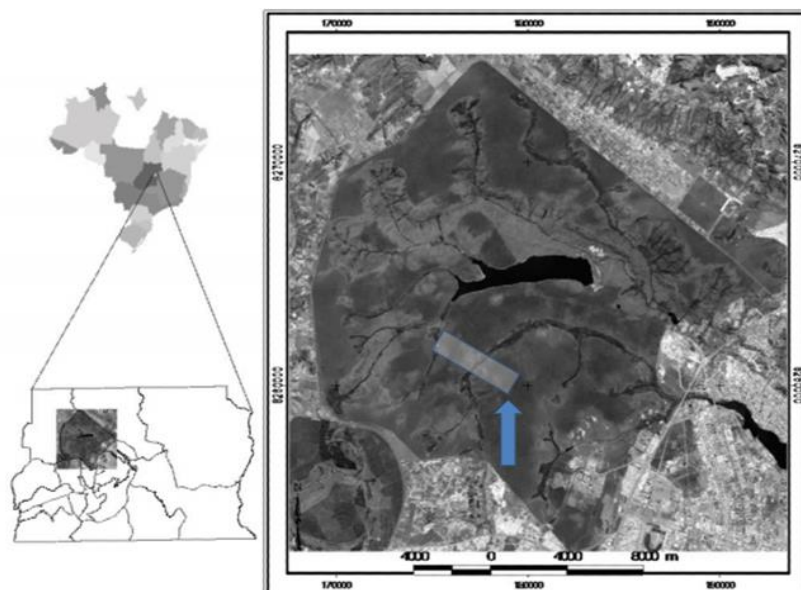


Figura 1: Mapa do Brasil e da localização do Parque Nacional de Brasília no Distrito Federal (Farias *et al.*, 2008).

As parcelas amostrais estão dispostas de acordo com um módulo de pesquisa instalado pelo projeto SISBIOTA – ComCerrado: “Diversidade biológica do Cerrado: estrutura e padrões”. O módulo é uma adaptação para o contexto do Cerrado do sistema utilizado pelo Programa de Pesquisa em Biodiversidade (PPBio) em estudos do tipo Programa Ecológico de Longa Duração. O delineamento é composto por trilhas e parcelas padronizadas em disposição planejada para responder a um amplo escopo de questões em diferentes escalas (Costa & Magnusson, 2010). O sistema é recomendado para monitorar de maneira integrada os diversos elementos da biodiversidade e atualmente está sendo utilizado para pesquisas em diversos biomas do planeta (Costa & Magnusson, 2010).

O módulo instalado no PNB em 2011 é composto por duas trilhas principais com cinco quilômetros de comprimento, retas, paralelas e distanciadas um quilômetro entre si e dez trilhas secundárias que estão distanciadas por um quilômetro ao longo das trilhas principais (Figura 2).

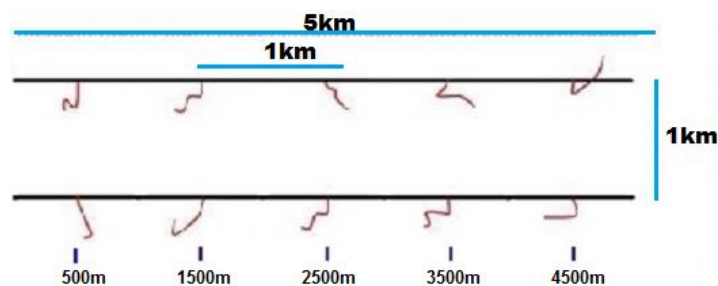


Figura 2: Representação do módulo com indicação da metragem de início das parcelas (trilhas secundárias). As duas linhas mais grossas e paralelas representam as trilhas principais (adaptado do PPBio).

As trilhas secundárias são os corredores das parcelas amostrais e possuem 250 metros de comprimento seguindo a curva de nível do terreno com o objetivo de evitar o efeito do relevo para as variáveis ambientais. As parcelas amostrais para vegetação arbórea são compostas por duas faixas com 20 m de largura para ambos os lados da trilha secundária (Figura 3).

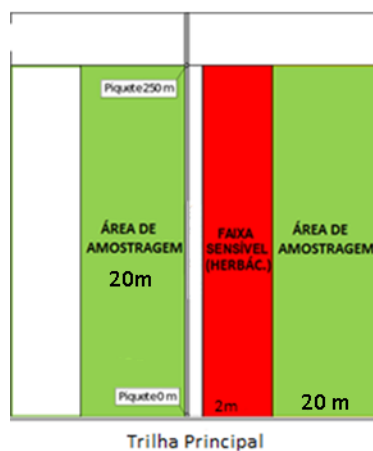


Figura 3: Esquema da disposição do corredor da parcela e da área amostral (verde). A trilha está representada em linha reta para facilitar a visualização. No campo a trilha segue a curva de nível do terreno (adaptado do PPBio).

O módulo está localizado na região entre os paralelos 15°41'49" e 15°43'21" (latitude Sul) e os meridianos 47°59'32" e 48°01'49" (longitude Oeste). As parcelas foram nomeadas de acordo com a distância em metros ao longo da trilha principal (500, 1500, 2500, 3500 e 4500) e com a posição geográfica (N ou S) (Figura 4). Estão localizadas a uma altitude média de 1103 m \pm 15.5, sendo que o ponto mais baixo está a 1081 metros e o mais alto a 1143 metros de elevação ao nível do mar.



Figura 4: Distribuição espacial das trilhas (linhas pretas) e nomenclatura das parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

De acordo com o mapa de solos gerado por Farias *et al.* (2008) foi verificado que as parcelas estão localizadas predominantemente sobre Latossolos Vermelho e Vermelho-Amarelo (Figura 5). A presença dos Latossolos Vermelho e Vermelho-Amarelo na região do PNB está estreitamente relacionada com as fitofisionomias de cerrado sentido restrito variando de denso a ralo (Farias *et al.*, 2008). De acordo com as observações de campo foi verificado que as parcelas estão localizadas em áreas com a coexistência entre um estrato graminoso e um estrato arbóreo baixo (de 2 a 10 metros de altura), tortuoso, com o ritidoma apresentando evidências de queimadas e uma abundante ocorrência de espécies como a *Qualea parviflora*, a *Q. grandiflora* e a *Annona crassiflora*. De acordo com Lenti (2014) a porcentagem de cobertura arbórea das parcelas variou entre 7,8 % (N4500) e 67,7 % (S3500) caracterizando as fitofisionomias como cerrado sentido restrito de ralo a denso (segundo Ribeiro & Walter, 1998).

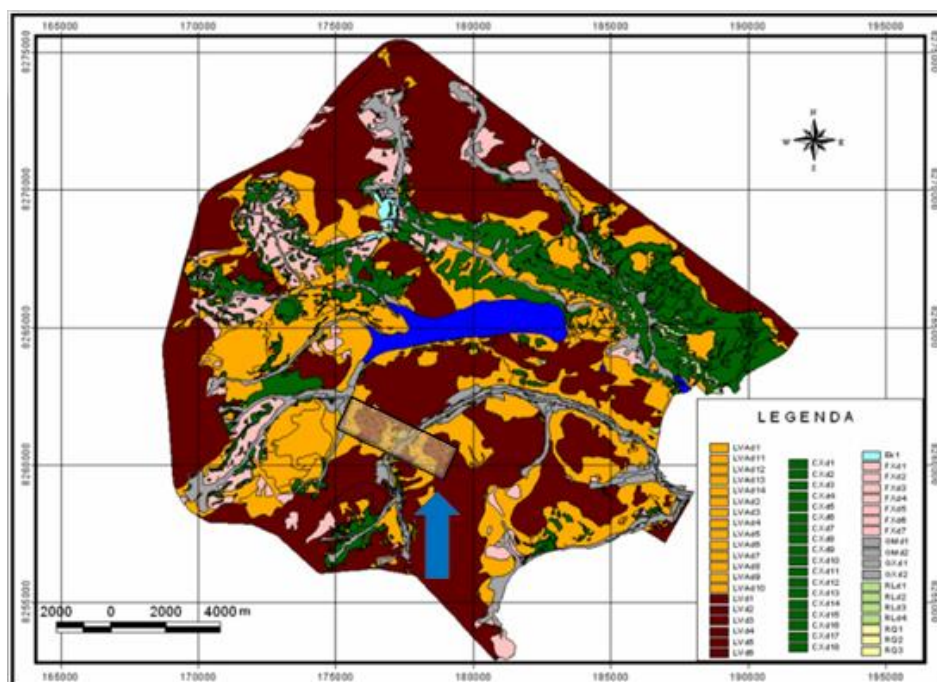


Figura 5: Mapa de solos com a localização do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília (retângulo com transparência) indicada por uma seta azul. Tonalidades amarelas indicam Latossolo Vermelho-amarelo (LVA) e tonalidades vermelhas indicam Latossolo Vermelho (LV) (Adaptado de Farias *et al.*, 2008).

5.2. LEVANTAMENTO FITOSSOCIOLÓGICO

O critério de inclusão foi um diâmetro maior do que cinco centímetros a 30 centímetros de altura do solo ($DAS^{30cm} > 5cm$). O levantamento fitossociológico foi realizado utilizando o método do ponto-quadrante (Brower, Zar & Ende, 1984). Os pontos foram marcados a cada 10 metros ao longo da parcela intercalando os lados (pontos 10, 30, 50, até 250 do lado esquerdo e pontos 20, 40, 60, até 240 do lado direito) e posicionados com uma distância perpendicular de 10 metros à direita e 8 metros à esquerda da trilha da parcela (Figura 6.A). A área adjacente aos pontos foi dividida em quatro quadrantes, totalizando quatro indivíduos por ponto, foi identificada a espécie e mensurados o DAS^{30cm} , a altura e a distância do indivíduo mais próximo do ponto em cada quadrante (Figura 6.B).

O DAS^{30cm} foi mensurado com uma fita métrica, a altura foi mensurada com auxílio de uma haste graduada e a distância entre o ponto e o indivíduo mais próximo foi mensurada com uma trena. A biomassa seca foi calculada de acordo com a equação indicada por Rezende

et al. (2006), $BS = -0.49129 + 0.02012DB^2Ht$, sendo BS = biomassa seca, DB = diâmetro da base e Ht = altura.

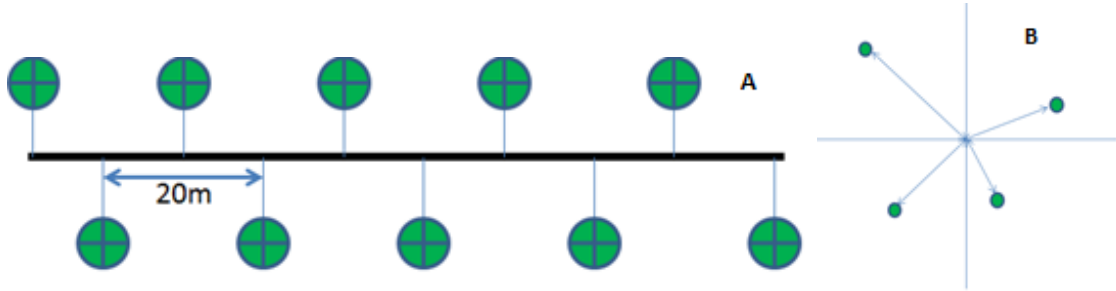


Figura 6: (A) Esquema representando o delineamento dos pontos-quadrante ao longo do corredor da parcela do módulo no Parque Nacional de Brasília. O corredor está representado em linha reta para facilitar a visualização. No campo a trilha segue a curva de nível do terreno. (B) Esquema representando os indivíduos selecionados e os quadrantes do ponto.

Os seguintes parâmetros fitossociológicos foram calculados:

» $d\mu$, distância média, $d\mu = \frac{\sum d(i)}{\sum n}$, sendo $d(i)$ a distância entre indivíduo (i) e o ponto-quadrante e n o número de indivíduos.

» $A\mu$, área média, $A\mu = d\mu^2$.

» $D(i)$, densidade absoluta, $D(i) = \left(\frac{n(i)}{\sum n}\right) * \left(\frac{a}{A\mu}\right)$, sendo $n(i)$ o número de indivíduos da espécie (i) e a um valor de ajuste para unidade de área das inferências.

» $FA(i)$, frequência absoluta, $FA(i) = \frac{p(i)}{P}$, sendo $p(i)$ o número de pontos que a espécie (i) foi observada e P o número total de pontos.

» $CoA(i)$, cobertura absoluta, $CoA = \frac{[b(i)] * [D(i)]}{n(i)}$, sendo $b(i)$ a área basal da espécie (i).

» A densidade relativa (DR%), frequência relativa (FR%) e cobertura relativa (CoR%) são as proporções dos índices para cada espécie em relação à soma total para a comunidade.

» IVI, índice de valor de importância, $IVI = FR\% + DR\% + CoR\%$. Por se tratar de uma soma de proporções o IVI apresenta valores entre 0 e 300.

5.3. CLASSIFICAÇÃO DA FENOLOGIA FOLIAR

A fenologia foliar foi determinada de acordo com a literatura (Morais *et al.*, 1995; Lorenzi, 2002; Franco *et al.*, 2005; Silva Júnior *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006; Pirani *et al.*, 2009; Silvério & Lenza, 2010). As espécies *Plenckia populnea* e *Salacia crassiflora* foram classificadas como decídua e sempre-verde, respectivamente, considerando que através de observações em campo durante a coleta das folhas verdes e as visitas periódicas para coleta das folhas senescidas foi verificado que os indivíduos de *P. populnea* ficaram totalmente sem folhas por um período de pelo menos uma semana e os indivíduos de *S. crassiflora* não apresentaram caducifolia completa.

A fenologia foi classificada em duas categorias (sempre-verdes e decíduas). Em estudos sobre a fenologia foliar da vegetação do cerrado é comum o uso das categorias sempre-verdes de crescimento contínuo, sempre-verdes de crescimento sazonal, brevidecíduas e decíduas (Morais *et al.*, 1995; Franco *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006; Araújo & Haridasan, 2007; Pirani *et al.*, 2009; Silvério & Lenza, 2010). No entanto, mesmo comparando trabalhos realizados em uma mesma fitofisionomia e em áreas relativamente próximas, como os de Franco *et al.* (2005), Araújo & Haridasan (2007) e Lenza & Klink (2006), todos realizados em cerrado sentido restrito no Distrito Federal, é possível encontrar diferenças nas classificações entre decíduas e brevi-decíduas. As inconsistências devem ser consequência da plasticidade fenotípica das espécies aliada à pequena faixa de variação aceita por cada categoria (Lenza & Klink, 2006; Silvério & Lenza, 2010). Portanto, as espécies brevi-decíduas e decíduas foram classificadas como decíduas considerando que essa classificação permaneceu consistente para todos os trabalhos analisados.

5.4 AMOSTRAGEM DAS FOLHAS VERDES E SENESCIDAS

5.4.1 Seleção das espécies vegetais lenhosas e indivíduos:

As coletas foram realizadas apenas para o grupo de espécies com maior IVI. Esse grupo foi selecionado porque é responsável por aproximadamente 70% da biomassa lenhosa seca total da comunidade e 77% do IVI. A terceira espécie mais abundante (*Kielmeyera sp.*) foi levada a um especialista e identificada como uma híbrido nativo entre *K. coriaceae* e *K. grandiflora*. Considerando que o trabalho é focado na análise das características foliares e os híbridos são geneticamente instáveis, podendo apresentar fenótipos com variações de características muito maiores do que uma população de plantas não híbridas, os indivíduos identificados como híbridos foram excluídos das coletas dos atributos foliares. Subtraindo a biomassa lenhosa seca estimada para *Kielmeyera sp.* (híbrida), as espécies selecionadas para análise dos atributos foliares somam aproximadamente 69 % da biomassa lenhosa seca total estimada para a comunidade.

Das 16 espécies com maior IVI, excluindo a espécie híbrida *Kielmeyera sp.*, foram selecionados de 9 a 10 indivíduos adultos por espécie. No entanto, os nutrientes foliares são suscetíveis a diferentes intensidades de lixiviação dependendo das estruturas foliares da espécie e do nutriente em questão (Tukey Jr., 1970), portanto, o início das chuvas inviabilizou a qualidade da coleta das folhas senescentes para alguns indivíduos das espécies sempre-verdes *Erioteca pubescens*, *Roupala montana* e *Salacia crassiflora*, consequentemente para essas espécies apenas de cinco a sete indivíduos foram considerados para as análises (Tabela 1). Para garantir que o indivíduo selecionado para coleta já houvesse atingido o estágio adulto foram observadas características como flores ou frutos e o diâmetro ou altura de acordo com a espécie. Através da análise do mapeamento dos indivíduos, buscou-se distribuí-los pelo maior número de parcelas possível (Tabela 1).

5.4.2 Coleta das folhas verdes e senescentes:

As folhas verdes foram coletadas entre março e abril de 2013 (datas das coletas em ANEXOS – Tabela 7), completamente expandidas, em bom estado de conservação (sem

fungos ou danos visíveis) e localizadas na parte externa da copa, seguindo o protocolo proposto por Cornelissen *et al.* (2003). Após a coleta, as folhas maduras foram acondicionadas em sacos plásticos selados e mantidas em uma caixa térmica refrigerada até serem transportadas para o laboratório. Três a cinco galhos foram selecionados para instalação das bolsas de tecido tipo tule (malha de 2mm) objetivando a coleta das folhas senescentes. As bolsas de tule foram instalados nos mesmos galhos da coleta das folhas maduras com o auxílio de escada, tesoura e grampeador. Quando não foi possível instalar a bolsa de tule no mesmo galho da coleta das folhas maduras foi selecionado um galho em posição similar. Vistorias periódicas foram realizadas de junho até outubro de 2013, as folhas senescentes foram coletadas dentro dos sacos de tule após a abscisão foliar (datas das coletas em ANEXOS – Tabela 7) e foram transportadas até o laboratório em sacos plásticos selados.

Tabela 1: Distribuição dos indivíduos selecionados para as coletas nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

ID	IVI ¹	Fen ²	N500	N1500	N2500	N3500	N4500	S500	S1500	S2500	S3500	S4500	Total
<i>Qualea parviflora</i>	29,3	DC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Qualea grandiflora</i>	28,0	DC	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	10
<i>Kielmeyera coriácea</i>	23,5	DC	1	1	1	1	1	1	1	2		1	10
<i>Ouratea hexasperma</i>	23,4	SV	1	1	1	1	1	1	2		2		10
<i>Caryocar brasiliensis</i>	18,1	DC	1	2	1	2	1	1			2		10
<i>Eriotheca pubescens</i>	17,0	SV		1		1			1	1	1		5
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	12,4	DC	1	2	1	1	2		2	1			10
<i>Dalbergia miscolobium</i>	9,8	DC	1	1	1		2	1	1	2	1		10
<i>Annona crassiflora</i>	9,5	DC	1	2			1	1	3		1	1	10
<i>Roupala montana</i>	7,0	SV			1	2	1	1		2			7
<i>Salacia crassifolia</i>	6,7	SV		2	1	1	1	1			1		7
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	6,5	DC	1	1	1		1	1	1	3			9
<i>Styrax ferrugineus</i>	5,5	SV	1	2	3					3			9
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	5,4	DC	1	1	1	2	1	1		1	2		10
<i>Plenckia populnea</i>	5,1	DC	3	1		2	1					3	10
Total	207,2		14	19	14	15	15	11	13	17	12	7	137

¹IVI = Índice de valor de importância da espécie, ²Fen = Fenologia (DC = decídua, SV = Sempre-verde).

5.5 PROCESSAMENTO DAS FOLHAS E MENSURAÇÃO DOS ATRIBUTOS FOLIARES

5.5.1 Folhas verdes:

As folhas verdes foram armazenadas em câmara fria por até 48 horas antes da medição da área foliar. A área foliar foi medida em dez folhas por indivíduo com auxílio de um sistema digital composto por câmera de vídeo acoplada a um computador (WinDIAS Image Analysis System, Delta-T, Cambridge, UK). Para mensuração da área foliar específica foram extraídos discos foliares, com tamanho conhecido (3.9 mm de diâmetro para as folhas de *Dalbergia miscolobium* e 8.9 mm de diâmetro para as folhas das demais espécies), evitando as nervuras e as extremidades, nas mesmas dez folhas utilizadas para medição da área foliar. Após esse procedimento as folhas e os discos foliares foram secos em estufa (60°C por 72 horas) e depois pesados em balança analítica. Também foram extraídos discos foliares das folhas verdes após a secagem em estufa para mensurar a área foliar específica da folha seca. Considerando que a perda de área da folha é devido à perda de água, a mensuração da área foliar específica da folha seca objetivou ajustar os valores da eficiência de ressorção pela perda de área das folhas. A superfície das folhas foi limpa com auxílio de um pincel. Após a pesagem em balança analítica as folhas foram moídas em moinho da marca Marconi, modelo MA048, com tela de 20 mesh, para análise de nutrientes.

5.5.2 Folhas senescidas:

As folhas senescidas foram secas em estufa (60°C por 72 horas) imediatamente após chegarem ao laboratório. Os discos foliares foram extraídos seguindo os mesmos procedimentos utilizados para mensuração da área foliar específica das folhas maduras. A superfície foliar foi limpa com auxílio de um pincel. Após a pesagem em balança analítica as folhas foram moídas em moinho da marca Marconi, modelo MA048, com tela de 20 mesh, para análise de nutrientes.

5.5.3 Determinação dos nutrientes foliares:

As análises de nutrientes foliares foram realizadas no Laboratório de análise química de solo, tecido vegetal e fertilizante da Universidade Federal de Viçosa. A análise dos teores de nitrogênio foi realizada pelo método Kjeldahl após digestão sulfúrica. Os elementos fósforo, potássio, cálcio e magnésio foram determinados em extrato após digestão nítrico-perclórica. A concentração de fósforo foi determinada por colorimetria a 725 nm. A concentração de potássio foi determinada por emissão de luz em fotômetro de chama. As concentrações de cálcio e magnésio foram determinadas por emissão de luz em espectrômetro de absorção atômica.

5.5.4 Ajuste para eficiência de ressorção (perda de massa e área foliar):

Durante a senescência as folhas perdem área e massa, tornando a simples comparação da concentração de nutrientes entre as folhas maduras e as senescentes uma medida enviesada para mensurar a eficiência de ressorção (vanHeerwaarden, Toet & Aerts, 2003). Objetivando minimizar esse erro foi mensurada a perda de área e massa foliar para calcular a eficiência de ressorção ajustada. O ajuste foi calculado da seguinte forma:

$$\gg \text{Eficiência de ressorção, ER (\%)} = 100 - \left(\frac{\text{NutSnC} \left(\frac{\text{g}}{\text{cm}^2} \right)}{\text{NutMdC} \left(\frac{\text{g}}{\text{cm}^2} \right)} \right) * 100$$

$$\gg \text{AFEMd (cm}^2\text{/g)} = \frac{\text{área da folha madura seca (cm}^2\text{)}}{\text{massa da folha madura seca (g)}}$$

$$\gg \text{AFESn (cm}^2\text{/g)} = \frac{\text{área da folha senescente seca (cm}^2\text{)}}{\text{massa da folha senescente seca (g)}}$$

$$\gg \text{NutMd (dag/kg)} = \text{teor de nutrientes nas folhas maduras}$$

$$\gg \text{NutSn (dag/kg)} = \text{teor de nutrientes nas folhas senescentes}$$

$$\gg \text{NutMdC (g/cm}^2\text{)} = \left(\frac{\text{NutMd (dag/kg)}}{\text{AFEMd (cm}^2\text{/g)}} \right) * 100$$

$$\gg \text{NutSnC (g/cm}^2\text{)} = \left(\frac{\text{NutSn (dag/kg)}}{\text{AFESn (cm}^2\text{/g)}} \right) * 100$$

$$\gg \text{NutMdC e NutSnC} = \text{teores de nutrientes ajustados pela área foliar específica}$$

5.6 AMOSTRAGEM E DETERMINAÇÃO DOS NUTRIENTES DO SOLO

5.6.1 Coleta das amostras de solo:

As coletas de solo foram conduzidas estabelecendo cinco linhas de amostragem por parcela, as linhas foram dispostas ao longo de subparcelas com distâncias de 20 a 30, 70 a 80, 120 a 130, 170 a 180 e 220 a 230 metros em relação ao início da parcela (Figura 7). As linhas foram compostas por três pontos de coleta dispostos perpendicularmente em relação ao corredor da parcela, sendo um à esquerda com 7 metros de distância do corredor da parcela, um à direita com 3 metros de distância e outro à direita com 13 metros de distância do corredor da parcela (Figura 7).

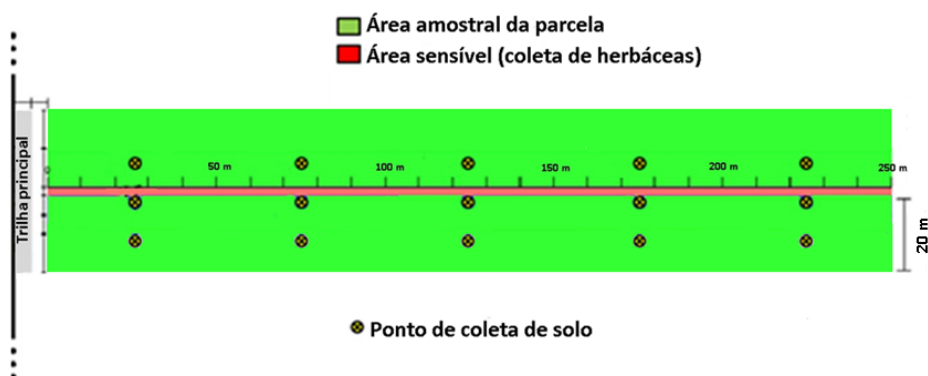


Figura 7: Esquema representando a área amostral e os pontos de coleta de solo em uma parcela. A parcela está representada em linha reta para facilitar a visualização, no campo segue a curva de nível do terreno.

A camada herbácea e a serapilheira acumulada na superfície do solo foram removidas para realização da coleta. As amostras foram coletadas com o auxílio de um trado no período de 26 a 28 de agosto de 2013. Em cada ponto, amostras foram coletadas em duas profundidades (0-10 e 10-20 cm). As amostras de solo foram acondicionadas em sacos plásticos selados e transportadas até o laboratório.

5.6.2 Processamento das amostras de solo:

As amostras de solo foram secas em temperatura ambiente imediatamente após chegarem ao laboratório. Após a secagem, as amostras foram peneiradas em malha de dois milímetros. As amostras peneiradas foram separadas por parcela, trecho (20-30, 70-80, 120-

130, 170-180 e 220-225 m) e profundidade (0-10 e 10-20 cm) para serem compostas. As amostras utilizadas para as análises foram compostas por três amostras simples coletadas dos três pontos de um mesmo trecho e profundidade em uma mesma parcela. As amostras de aproximadamente 100 g foram compostas a partir de aproximadamente 33 g de cada uma das três amostras simples previamente homogeneizadas. As amostras foram novamente homogeneizadas após serem compostas.

5.6.3 Determinação dos nutrientes do solo

As análises de solo foram realizadas no Laboratório de análise química de solo, tecido vegetal e fertilizante da Universidade Federal de Viçosa. A concentração de nitrogênio total foi determinada pelo método Kjeldahl. O pH foi determinado em água com a relação 1:25. A concentração de fósforo disponível foi determinada em extrato de Mehlich-1 na relação solo:extrator 1:10 utilizando um espectrofotômetro de absorção molecular com comprimento de onda de 725 nm. O fósforo remanescente foi determinado em solução de CaCl_2 com relação solo:extrator 1:10 utilizando espectrofotômetro de absorção molecular. A concentração de potássio foi determinada em extrato de Mehlich-1 na relação solo:extrator 1:10 utilizando um espectrofotômetro de emissão em chama. As concentrações de cálcio e magnésio foram determinadas em extrato de cloreto de potássio na relação solo:extrator 1:10 utilizando um espectrofotômetro de absorção atômica. A concentração de $\text{H} + \text{Al}$ foi determinada em extrato de acetato de cálcio na concentração de 0,5 mol/L, pH 7,0. O carbono orgânico foi determinado pelo método de Walkley-Black e a concentração de matéria orgânica foi determinada multiplicando o carbono orgânico por 1,724.

5.7 ANÁLISES ESTATÍSTICAS

As análises de correlação, regressão linear e de variância (ANOVA) foram realizadas utilizando a função “cor.test” com coeficiente de correlação de Pearson, “lm” e “aov”, respectivamente, todas do pacote “stats” para o programa “R” (R Development Core Team).

A normalidade e a homocedasticidade dos resíduos das regressões lineares e das análises de variância foram verificadas graficamente.

Para utilizar os indivíduos como unidade na análise foi considerado que os valores apresentados pelos indivíduos de uma mesma espécie não são estatisticamente independentes. Para tanto, foi utilizado o “linear mixed model” (LMM) agrupado pela espécie como variável aleatória para testar a significância das diferenças dos atributos foliares entre os grupos fenológicos (decíduas e sempre-verdes). A significância das diferenças foi testada para os teores de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e magnésio nas folhas verdes e senescidas, para as eficiências de ressorção de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio e para a diferença da razão N/P entre as folhas verdes e senescidas. A significância do modelo (LMM) gerado com cada variável resposta (atributos foliares) em relação a variável fixa (grupo fenológico) foi testada em relação ao modelo gerado apenas com a resposta em relação a variável aleatória (espécie) através de ANOVA entre modelos ($p < 0,05$). Os modelos foram comparados por testes de razão de verossimilhança (LRT) e as estimativas foram calculadas pelo método de máxima verossimilhança restrita (REML). A homocedasticidade e a auto correlação espacial dos resíduos foram verificadas seguindo o protocolo sugerido por Zuur *et al.* (2009) utilizando o pacote “nlme” para o programa “R” (R Development Core Team).

Os modelos gerados para testar a significância das concentrações de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio, magnésio e matéria orgânica, da capacidade de troca catiônica efetiva e dos índices de saturação de bases e de alumínio do solo para os perfis de 0 a 10 cm e 10 a 20 cm de profundidade como termos preditores para as concentrações de nitrogênio, fósforo, potássio, cálcio e magnésio nas folhas verdes e senescidas, para as eficiências de ressorção de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio e para a diferença da razão N/P entre as folhas verdes e senescidas, foram selecionados através de ANOVA entre modelos ($p < 0,05$). A significância entre o modelo com todos os fatores gerado por “generalized least squares”

(GLS) e o modelo gerado por “linear mixed model” (LMM) agrupado pelas espécies também foi testada através de ANOVA entre modelos ($p < 0,05$). Foi selecionado o modelo completo gerado por LMM agrupado pelas espécies. Para analisar se os grupos fenológicos se diferenciaram quanto à influência das características do solo nos atributos foliares foi testada a significância (ANOVA, $p < 0,05$) entre os modelos com e sem a interação com a fenologia. Os modelos foram comparados por testes de razão de verossimilhança (LRT). Para calcular as estimativas foram utilizados modelos LMM agrupados pelas espécies a partir do conjunto de dados dos grupos fenológicos separados. As estimativas foram calculadas pelo método de máxima verossimilhança restrita (REML). Os modelos foram selecionados e a homocedasticidade e a auto correlação espacial dos resíduos foram verificadas seguindo o protocolo sugerido por Zuur *et al.* (2009) utilizando o pacote “nlme” para o programa “R” (R Development Core Team).

As médias dos atributos ponderadas pelo IVI das espécies (CWM) foram calculadas utilizando a função “functcomp” do pacote “FD” para o programa “R” (R Development Core Team).

6. RESULTADOS

6.1 ANÁLISE DE SOLOS

As análises das amostras de solos mostraram que todas as parcelas estão sobre solos ácidos ($4,93 < \text{pH} < 5,52$), com uma baixa capacidade de troca catiônica efetiva ($0,48 - 1,52 \text{ cmol}_c.\text{dm}^{-3}$), baixo índice de saturação de bases ($2,5 - 9,9 \%$) e elevado índice de saturação por alumínio ($34,9 - 75,3 \%$) (Tabela 2).

Os teores de fósforo disponível, fósforo remanescente, argila, a razão $C_{\text{orgânico}}/N_{\text{total}}$, o teor de cálcio e o índice de saturação de bases e de saturação por alumínio não mostraram diferenças significativas entre os intervalos de profundidade (0-10 cm e 10-20 cm) pelo teste t ($p < 0.05$) (Tabela 2).

Diferenças significativas (teste t, $p < 0,05$) foram verificadas entre os intervalos de profundidade (0-10 e 10-20 cm) para as concentrações de nitrogênio total, pH, teor de matéria orgânica, potássio e magnésio disponíveis e a capacidade de troca catiônica efetiva (Tabela 2).

Tabela 2: Características edáficas nos intervalos de profundidade 0-10 cm e 10-20 cm, considerando a média para todas as parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Características edáficas	Profundidade	
	0-10 cm	10-20 cm
Nitrogênio total (g.kg^{-1})	1,12 a	0,88 b
CV ¹ (%)	(13,0)	(20,7)
Fósforo disponível (mg.kg^{-1})	0,9 a	0,8 a
CV ¹ (%)	(18,2)	(25,2)
Fósforo Remanescente (mg.L^{-1})	11,34 a	10,46 a
CV ¹ (%)	(39,2)	(40,6)
Matéria orgânica (g.kg^{-1})	42,2 a	35,1 b
CV ¹ (%)	(32,8)	(32,2)
Razão C _{orgânico} /N _{total}	22,9 a	27,5 a
CV ¹ (%)	(30,5)	(37,2)
Potássio (mg.kg^{-1})	24 a	16 b
CV ¹ (%)	(14,8)	(24,1)
Cálcio ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	0,32 a	0,29 a
CV ¹ (%)	(34,8)	(33,0)
Magnésio ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	0,10 a	0,08 b
CV ¹ (%)	(21,0)	(25,5)
CTC ² ($\text{cmol}_c.\text{dm}^{-3}$)	1,08 a	0,89 b
CV ¹ (%)	(15,6)	(19,0)
Índice de saturação de bases (%)	5,8 a	5,8 a
CV ¹ (%)	(27,4)	(24,4)
Índice de saturação de alumínio (%)	56,0 a	54,0 a
CV ¹ (%)	(11,8)	(11,5)
pH em água	5,1 a	5,2 b
CV ¹ (%)	(1,5)	(1,6)
Argila (g.kg^{-1})	574 a	578 a
CV ¹ (%)	(21,9)	(21,5)
Areia (g.kg^{-1})	342 a	338 a
CV ¹ (%)	(12,6)	(12,7)
Silte (g.kg^{-1})	84 a	84 a
CV ¹ (%)	(3,6)	(4,2)

¹ CV (%) = Coeficiente de variação, ² CTC = Capacidade de troca catiônica efetiva. Letras diferentes após as médias indicam diferença significativa entre os intervalos de profundidade pelo teste t ($p < 0,05$).

As figuras 8 e 9 mostram as variações das variáveis químicas do solo nas parcelas ao longo das duas linhas de amostragem. O teor de N mostrou-se mais heterogêneo entre as subparcelas, enquanto as menores variações entre as subparcelas foram observadas para o pH do solo (Figura 8).

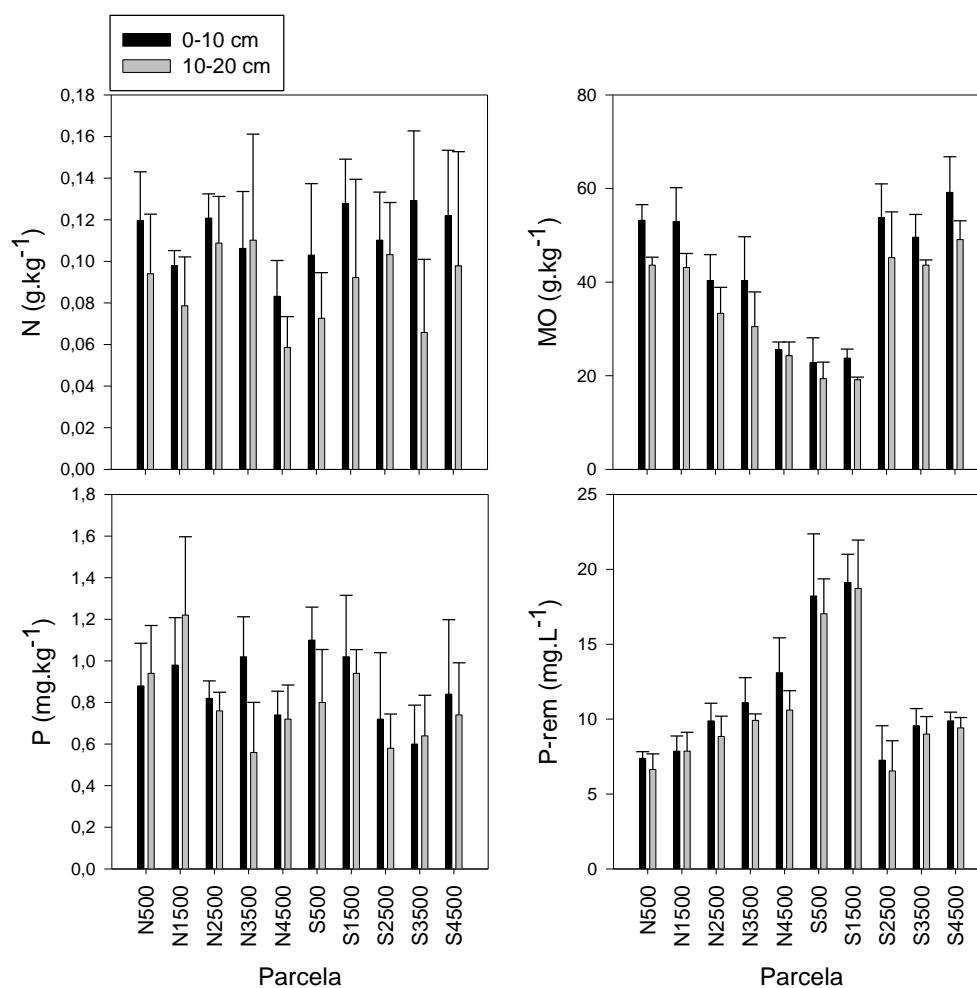


Figura 8: Características químicas do solo nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade.

O fósforo remanescente mostrou uma variação positiva entre as parcelas N500 e N4500 em sentido inverso à matéria orgânica, sendo as duas características negativamente correlacionadas para ambos os intervalos de profundidade (0-10 cm ($r = -0,77$, $p < 0,001$) e 10-20 cm ($r = -0,72$, $p < 0,001$)). Os valores de CTC apresentaram correlação positiva ($r = 0,30$, $p < 0,05$) com o fósforo remanescente para o intervalo de 0-10 cm, mas não para o intervalo de 10-20 cm. O fósforo disponível também mostrou correlação positiva ($r = 0,29$, p

< 0,05) com o fósforo remanescente somente para o intervalo de 0-10 cm. O teor de matéria orgânica não mostrou correlação significativa com a CTC e com o teor de fósforo disponível.

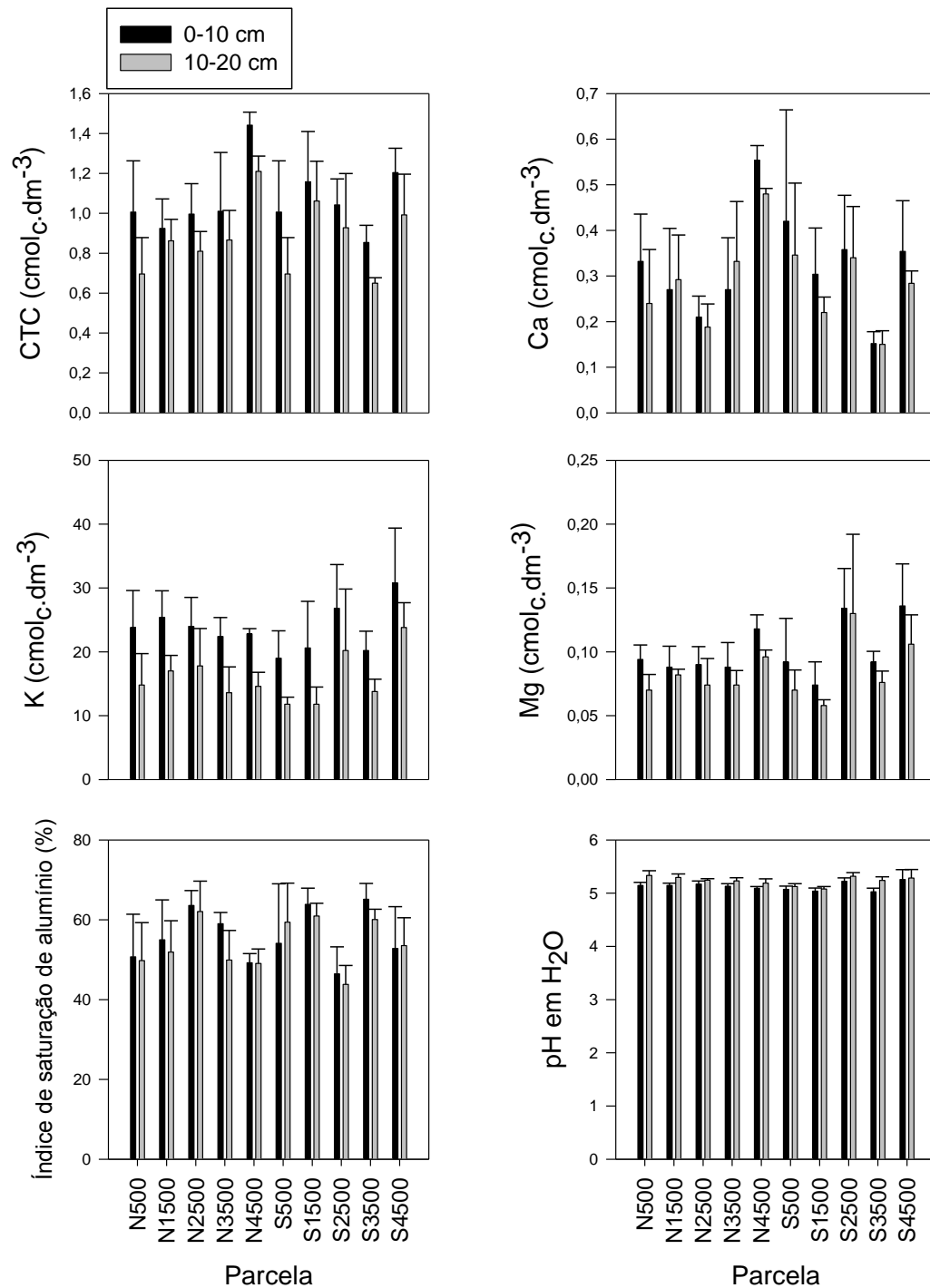


Figura 9: Características químicas do solo nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade.

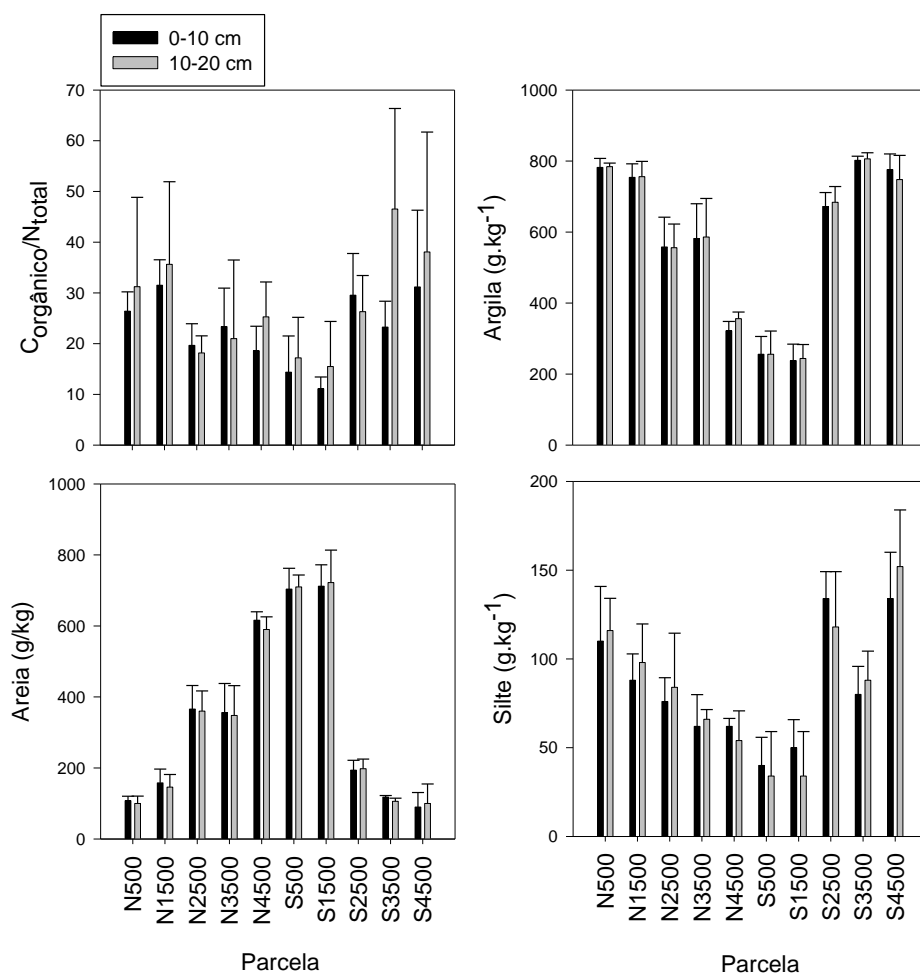


Figura 10: Textura e razão $C_{orgânico}/N_{total}$ do solo nas parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, nos intervalos de 0-10 cm e 10-20 cm de profundidade.

A figura 10 mostra as variações da textura e da razão $C_{orgânico}/N_{total}$ do solo nas parcelas ao longo das duas linhas de amostragem. As parcelas N4500, S1500 e S500 mostraram textura média ($150 g.kg^{-1} < \text{teor de argila} < 350 g.kg^{-1}$), as parcelas N2500 e N3500 mostraram textura argilosa ($350 g.kg^{-1} < \text{teor de argila} < 600 g.kg^{-1}$) e as demais parcelas mostraram textura muito argilosa ($\text{teor de argila} > 600 g.kg^{-1}$) (Figura 10). O teor de argila mostrou uma variação entre as parcelas com tendência inversa ao fósforo remanescente, sendo as duas características negativamente correlacionadas para ambos os intervalos de profundidade (0-10 cm ($r = -0,84$, $p < 0,001$) e 10-20 cm ($r = -0,80$, $p < 0,001$)). Já a matéria orgânica mostrou correlação positiva com o teor de argila para ambos os intervalos de

profundidade (0-10 cm ($r = 0,92$, $p < 0,001$) e 10-20 cm ($r = 0,91$, $p < 0,001$)), assim como a razão $C_{\text{orgânico}}/N_{\text{total}}$ (0-10 cm ($r = 0,66$, $p < 0,001$) e 10-20 cm ($r = 0,46$, $p < 0,001$)).

6.2 ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DA COMUNIDADE

O levantamento da vegetação lenhosa incluiu 1000 indivíduos de 60 espécies, 49 gêneros e 30 famílias diferentes. A densidade estimada foi de aproximadamente 960 indivíduos por hectare, com um total de $13,2 \text{ Mg.ha}^{-1}$ de biomassa lenhosa seca e ocupando uma área basal de $8,02 \text{ m}^2.\text{ha}^{-1}$ (ANEXOS – Tabela 1). O levantamento mostrou uma riqueza variando de 20 espécies nas parcelas S1500 e S4500 até 32 espécies na parcela S3500, com uma média geral de aproximadamente 23 espécies por parcela (Tabela 3). As 16 espécies com maior índice de valor de importância (IVI) foram responsáveis por mais de 70% da biomassa lenhosa seca total estimada para a comunidade (Figura 11).

Tabela 3: Riqueza de espécies e proporções das decíduas (DC %) em relação às sempre-verdes e do índice de valor de importância (IVI %) em relação ao IVI total do levantamento fitossociológico do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Parcela	Riqueza	DC %	IVI %
N500	26	75	10,3
N1500	22	67	10,4
N2500	21	58	9,3
N3500	29	69	9,4
N4500	22	93	10,2
S500	24	77	10,3
S1500	20	72	12,3
S2500	22	72	10,8
S3500	32	82	8,6
S4500	20	76	8,3
Média	24	74	10,0

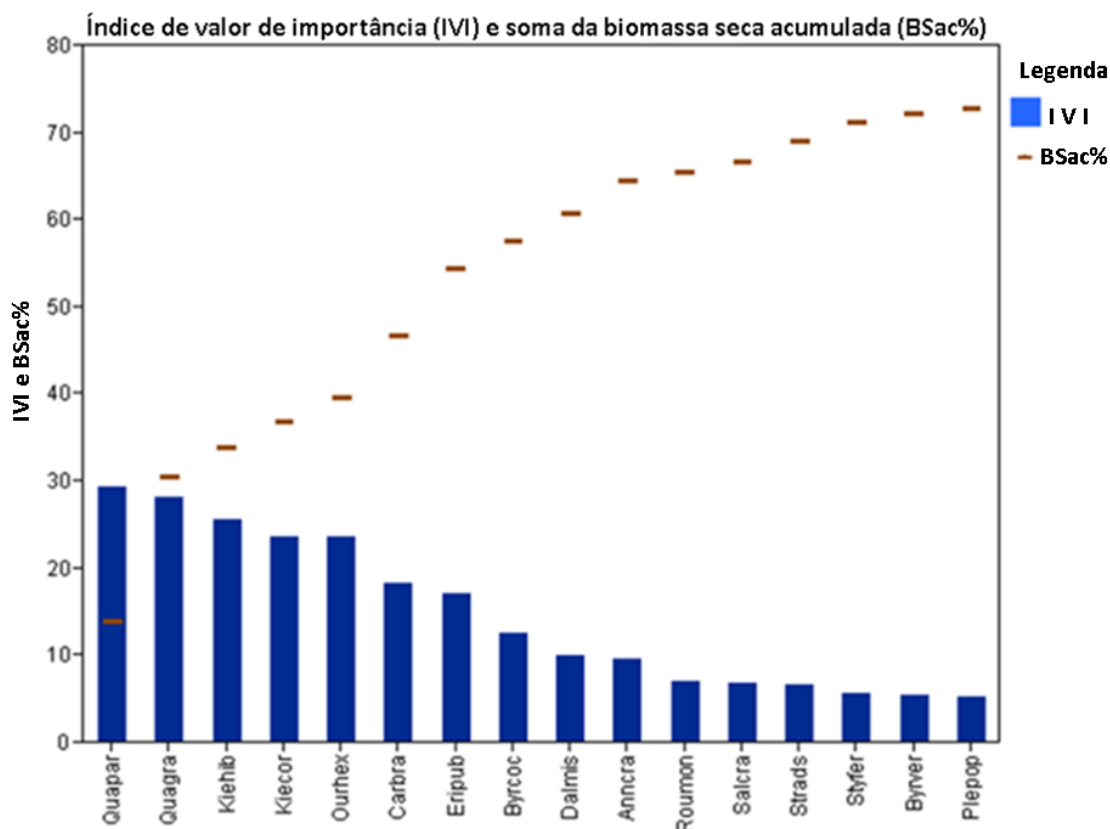


Figura 11: Proporção da soma da biomassa lenhosa seca total acumulada (BSac%) em relação ao índice de valor de importância (IVI) das espécies amostradas no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Siglas: Quapar = *Qualea parviflora*, Quagra = *Qualea grandiflora*, Kiehib = *Kielmeyera sp.*(híbrida), Kiecor = *Kielmeyera coriacea*, Ourhex = *Ouratea hexasperma*, Carbra = *Caryocar brasiliensis*, Eripub = *Erioteca pubescens*, Byrcoc = *Byrsonima coccolobifolia*, Dalmis = *Dalbergia miscolobium*, Annkra = *Annona crassiflora*, Roumon = *Roupala montana*, Salcra = *Salacia crassiflora*, Strads = *Stryphnodendron adstringens*, Styfer = *Styrax ferrugineus*, Byrver = *Byrsonima verbascifolia*, Plepop = *Plenckia populnea*

Tabela 4: Parâmetros de estrutura da vegetação arbórea amostrada no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília, separada por grupo fenológico.

Parâmetros da vegetação lenhosa	Fenologia	
	Decídua	Sempre-verde
Número de espécies	41	19
Número de espécies ^{16sp}	11	5
Proporção de biomassa lenhosa seca (%)	71,7	28,2
Proporção de biomassa lenhosa seca (%) ^{16sp}	58,0	14,6
Índice de valor de importância (IVI)	220,3	79,6
Índice de valor de importância (IVI) ^{16sp}	172,9	59,6

^{16sp} = resultados considerando apenas o grupo das 16 espécies com maior IVI.

Das 60 espécies amostradas, 41 foram classificadas como decíduas e 19 como sempre-verdes, sendo que as decíduas foram responsáveis por 73,4% do IVI e 71,7% da biomassa lenhosa seca total estimada (Tabela 4). O grupo das decíduas apresenta um pouco mais que o dobro de espécies, uma biomassa lenhosa seca 2,5 vezes maior e um IVI 2,8 vezes maior que o grupo das sempre-verdes.

Entre as 16 espécies com maior IVI, apenas cinco espécies são sempre-verdes (*Ouratea hexasperma*, *Erioteca pubescens*, *Roupala montana*, *Salacia crassiflora* e *Styrax ferrugineus*). As outras onze espécies do grupo são decíduas e contribuem com 57,6% do IVI e 58,0% da biomassa lenhosa seca total estimada para a comunidade (Tabela 4). Considerando apenas o IVI e a biomassa lenhosa seca das 16 espécies com maior IVI essa proporção aumenta para 74,3% do IVI e 79,8% da biomassa lenhosa seca estimada (Tabela 4). As espécies com maior IVI apresentaram uma ampla distribuição entre as parcelas. A proporção da soma do IVI das espécies amostradas nas parcelas em relação à soma total do IVI da amostragem variou entre 8,3 % na parcela S4500 e 12,3 % na parcela S1500, com uma média de 10,0 % (Tabela 3).

A área basal, densidade de indivíduos e biomassa lenhosa seca das espécies decíduas mostraram maior variação ao longo das linhas de amostragem do que esses parâmetros para as espécies sempre-verdes (Figura 12). Tais parâmetros das decíduas também mostraram gradiente crescente na linha de amostragem Norte no sentido da parcela N500 em direção à parcela N3500 e valores menores para a parcela N4500. Já para as espécies sempre verdes os parâmetros mostraram gradiente crescente entre as parcelas N500 e N2500 e menores valores para as parcelas N3500 e N4500.

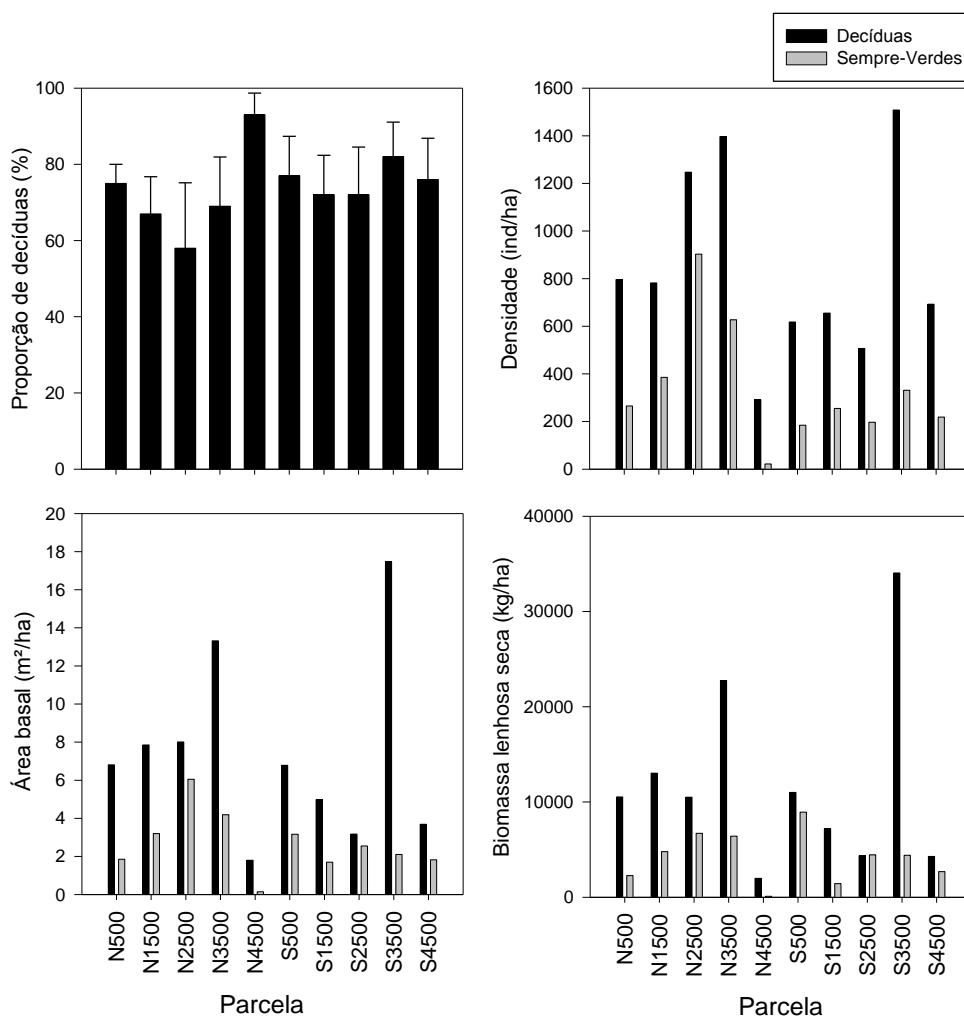


Figura 12: Parâmetros de estrutura da comunidade de arbóreas em relação aos grupos fenológicos entre as parcelas ao longo das linhas de amostragem (N e S) do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

6.3. COMPARAÇÃO DOS ATRIBUTOS FOLIARES ENTRE OS GRUPOS FENOLÓGICOS

As espécies decíduas mostraram uma área foliar específica significativamente superior às sempre-verdes, o valor médio da área foliar específica das decíduas ($AFE = 65,97 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$ ($\pm 2,55$)) foi aproximadamente 30 % superior ao das sempre-verdes ($AFE = 50,7 \text{ cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$, diferença em relação às decíduas: $-15,07$ ($\pm 4,46$)) (Figura 13 e Tabela 5).

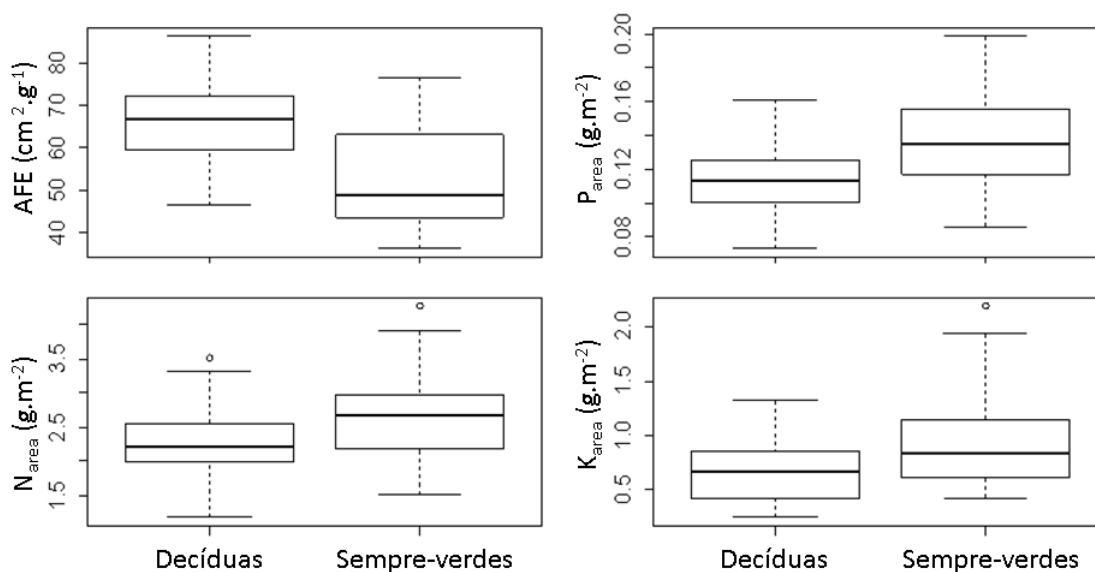


Figura 13: Área foliar específica (AFE) e teores de nutrientes por área foliar para os indivíduos das 10 espécies decíduas ($n = 99$) e 5 espécies sempre-verdes ($n = 38$) amostrados no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.

Adicionalmente, as espécies decíduas mostraram um coeficiente de variação menor do que as sempre-verdes para a área foliar específica (Tabela 5). A área foliar específica mostrou correlações positivas significativas com as concentrações foliares de fósforo ($r = 0,37$; $p < 0,01$) e de nitrogênio ($r = 0,40$; $p < 0,01$). Os menores valores de área foliar específica foram verificados nas espécies sempre-verdes *Erioteca pubescens* ($40,5 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) e *Salacia crassiflora* ($43,3 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) e os maiores nas espécies decíduas *Dalbergia miscolobium* ($72,7 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) e *Plenckia populnea* ($71,1 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) (ANEXOS – Tabela 3).

Os grupos fenológicos não mostraram diferenças significativas quanto aos teores por massa de nitrogênio, fósforo, potássio, magnésio e cálcio nas folhas verdes (Tabela 6). Por outro lado, as sempre-verdes mostraram maiores concentrações por área foliar de nitrogênio (N_{area}) (decíduas $2,27 \text{ g.m}^{-2} (\pm 0,12)$; sempre-verdes $2,66 \text{ g.m}^{-2}$, diferença em relação às decíduas: $0,48 (\pm 0,22)$), fósforo (P_{area}) (decíduas $0,11 \text{ g.m}^{-2} (\pm 0,006)$; sempre-verdes $0,14 \text{ g.m}^{-2}$, diferença em relação às decíduas: $0,029 (\pm 0,010)$) e potássio (K_{area}) (decíduas $0,67 \text{ g.m}^{-2} (\pm 0,09)$; sempre-verdes $0,96 \text{ g.m}^{-2}$, diferença em relação às decíduas: $0,35 (\pm 0,16)$) (Figura 13 e Tabela 5). Os grupos fenológicos não diferiram significativamente quanto às

concentrações de cálcio e magnésio por área foliar (Tabela 5). As diferenças verificadas para os teores de nitrogênio, fósforo e potássio expressos por área foliar são consequência da menor área foliar específica das sempre-verdes em relação às decíduas, tendo em vista que os teores de nutrientes por massa não mostraram diferenças significativas.

As razões N/Ca e P/Ca não mostraram diferenças significativas entre os grupos fenológicos (Decíduas P/Ca = 0,12 (CV = 63,4), N/Ca = 2,45 (CV = 111,9) e Sempre-verdes P/Ca = 0,12 (CV = 63,9), N/Ca = 2,31 (CV = 60,9)). O alto coeficiente de variação da razão N/Ca verificado para as decíduas é consequência das duas espécies da família Fabaceae (*Dalbergia miscolobium* (N/Ca = 9,75) e *Stryphnodendron adstringens* (N/Ca = 6,79). A maior razão N/Ca das espécies leguminosas em relação às não leguminosas também foi verificada em espécies lenhosas da Amazônia (Nardoto *et al.*, 2008).

Tabela 5: Comparação da área foliar específica e teores de nutrientes por área foliar entre os grupos fenológicos das espécies amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília. Decíduas (n = 99), Sempre-verdes (n = 38).

Atributos Foliares	Fenologia	
	Decíduas	Sempre-verdes
Nitrogênio (g.m ⁻²)	2,27 *	2,66 *
CV ¹ (%)	(20,6)	(23,9)
Fósforo (g.m ⁻²)	0,11 *	0,14 *
CV ¹ (%)	(16,4)	(19,4)
Potássio (g.m ⁻²)	0,67 *	0,96 *
CV ¹ (%)	(39,1)	(45,8)
Magnésio (g.m ⁻²)	0,24	0,31
CV ¹ (%)	(41,8)	(42,4)
Cálcio (g.m ⁻²)	0,94	1,08
CV ¹ (%)	(55,0)	(56,1)
Área foliar específica (cm ² .g ⁻¹)	66,0 *	50,7 *
CV ¹ (%)	(10,1)	(23,5)

Os indivíduos de uma mesma espécie foram considerados estatisticamente não independentes através do uso de modelos mistos (LMM) agrupados pelas espécies.

*** = indicação de diferença significativa, (p < 0,05) entre os modelos (LMM) com e sem a fenologia como termo preditor.**

¹CV (%) = Coeficiente de variação

Tabela 6: Comparação das eficiências de ressorção e dos teores de nutrientes por massa foliar entre os grupos fenológicos das espécies amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília. DC = decíduas (n = 99), SV = sempre-verdes (n = 38).

Atributos foliares / Fenologia	Folhas Verdes		Folhas Senescidas		Eficiência de Ressorção %	
	DC	SV	DC	SV	DC	SV
Nitrogênio (g.kg ⁻¹)	14,85	13,50	8,3	8,1	52,6	46,3
CV ¹ (%)	(20,4)	(9,8)	(32,2)	(21,2)	(12,2)	(20,7)
Fósforo (g.kg ⁻¹)	0,72	0,70	0,30	0,36	64,9 *	52,1 *
CV ¹ (%)	(11,5)	(9,6)	(14,2)	(35,2)	(10,4)	(34,2)
Potássio (g.kg ⁻¹)	4,34	4,74	2,23	2,73	54,4	47,4
CV ¹ (%)	(33,5)	(26,7)	(31,8)	(37,4)	(21,9)	(36,1)
Magnésio (g.kg ⁻¹)	1,56	1,61	1,37	1,40	25,2	21,7
CV ¹ (%)	(35,0)	(28,6)	(34,4)	(25,1)	(44,7)	(46,5)
Cálcio (g.kg ⁻¹)	6,06	5,83	7,34	7,55		
CV ¹ (%)	(51,6)	(59,1)	(53,9)	(48,5)		

Os indivíduos de uma mesma espécie foram considerados estatisticamente não independentes através do uso de modelos mistos (LMM) agrupados pelas espécies.

* = **indicação de diferença significativa, (p < 0,05) entre os modelos (LMM) com e sem a fenologia como termo preditor.**

¹CV (%) = Coeficiente de variação

Com relação às variações entre espécies, os menores teores médios de nitrogênio por massa foliar, por exemplo, foram verificados na espécie decídua *Kielmeyera coriacea* (11,5 g.kg⁻¹) e na sempre-verde *Roupala montana* (11,1 g.kg⁻¹) enquanto as espécies leguminosas decíduas *Dalbergia miscolobium* (21,0 g.kg⁻¹) e *Stryphnodendron adstringens* (19,3 g.kg⁻¹) mostraram os maiores teores médios de nitrogênio por massa foliar (ANEXOS – Tabela 3). Os altos teores médios de nitrogênio por massa foliar das duas espécies leguminosas (19 indivíduos) influenciaram o maior coeficiente de variação das decíduas (Tabela 7). Já para o fósforo por massa foliar, os maiores teores médios foram verificados nas espécies decíduas *Annona crassiflora* (0,86 g.kg⁻¹) e *Plenckia populnea* (0,88 g.kg⁻¹) e os menores teores médios de fósforo foram verificados na decídua *Qualea parviflora* (0,60 g.kg⁻¹) e na sempre-verde *Roupala montana* (0,59 g.kg⁻¹) (ANEXOS – Tabela 3).

Tabela 7: Teores de nitrogênio das espécies da família Fabaceae amostradas no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.

Espécie	N (g.kg ⁻¹)	Espécie	N (g.kg ⁻¹)
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,1	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,8
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,1	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,9
<i>Dalbergia miscolobium</i>	1,8	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,6
<i>Dalbergia miscolobium</i>	1,5	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	2,0
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,4	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	2,0
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,0	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,9
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,1	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	2,1
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,3	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	1,8
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,2	<i>Stryphnodendron adstringens</i>	2,0
<i>Dalbergia miscolobium</i>	2,1		

Os teores de nitrogênio, fósforo, potássio e magnésio nas folhas senescentes (indicadores da proficiência de ressorção) não mostraram diferenças significativas entre os grupos fenológicos (Tabela 6). Apesar da proficiência de ressorção de fósforo (teor de fósforo nas folhas senescentes) não diferir significativamente entre os grupos fenológicos, observou-se uma maior frequência de indivíduos de espécies decíduas com menores teores de fósforo (valores inferiores a 0,35 g.kg⁻¹) nas folhas senescentes enquanto as espécies sempre-verdes mostraram uma distribuição de valores mais dispersa (Figura 14). Por outro lado, os teores de fósforo nas folhas verdes mostraram uma distribuição de frequência similar para ambos os grupos fenológicos (Figura 14).

Já a frequência de distribuição dos teores de nitrogênio nas folhas senescentes por indivíduo mostra uma distribuição similar entre os grupos fenológicos, exceto por apresentar alguns teores mais altos nas decíduas (14,0 – 18,0 g.kg⁻¹) devido aos altos teores de nitrogênio dos indivíduos das espécies leguminosas (*Dalbergia miscolobium* e *Stryphnodendron adstringens*) (Figura 15 e Tabela 7). As decíduas também mostraram uma maior amplitude (8,0 – 24,5 g.kg⁻¹) de variação para os teores de nitrogênio nas folhas verdes (Figura 15). No entanto, a frequência de distribuição dos valores mostra uma maior proporção de indivíduos

com aproximadamente 15 gN.kg^{-1} para ambos os grupos fenológicos (Figura 15). As frequências de distribuição dos teores de potássio e magnésio nas folhas senescidas foram similares para ambos os grupos fenológicos.

As menores eficiências de resorção foliar foram verificadas para os teores de magnésio em ambos os grupos fenológicos (decíduas = 25,2 % (CV = 44,7 %) - sempre-verdes = 21,7 % (CV = 46,5 %)) (Tabela 6). As maiores eficiências de resorção foliar foram verificadas para os teores de fósforo em ambos os grupos fenológicos (decíduas = 64,9 % (CV = 10,4 %) - sempre-verdes = 52,1 % (CV = 34,2 %)) (Tabela 6), sendo que os dois grupos diferiram significativamente.

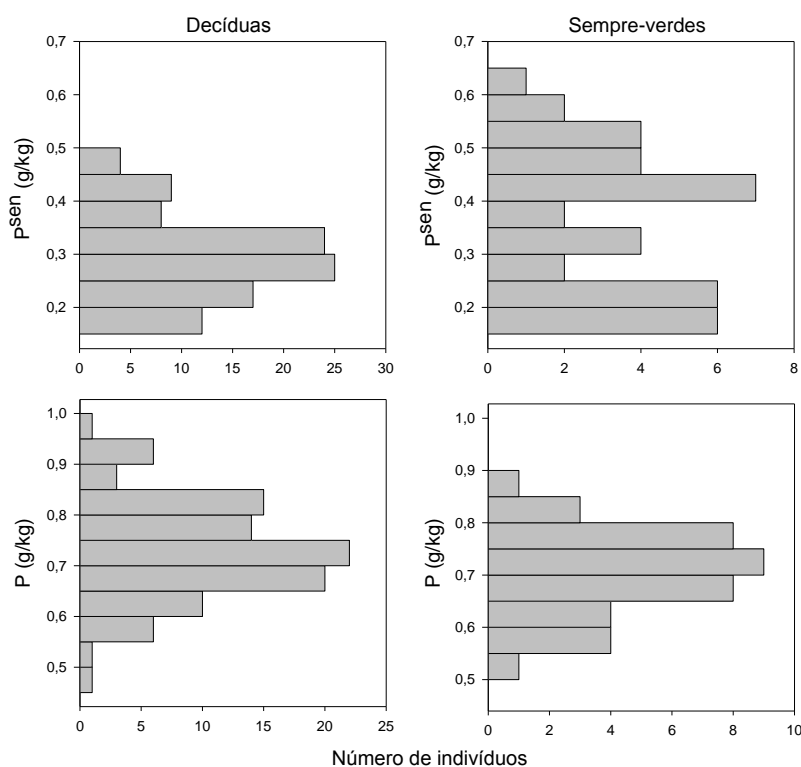


Figura 14: Frequência de distribuição dos teores de fósforo nas folhas senescidas ($P^{sen} \text{ g.kg}^{-1}$) e verdes ($P \text{ g.kg}^{-1}$), por grupo fenológico, para os indivíduos (decíduos = 99, sempre-verdes = 38) amostrados no Parque Nacional de Brasília.

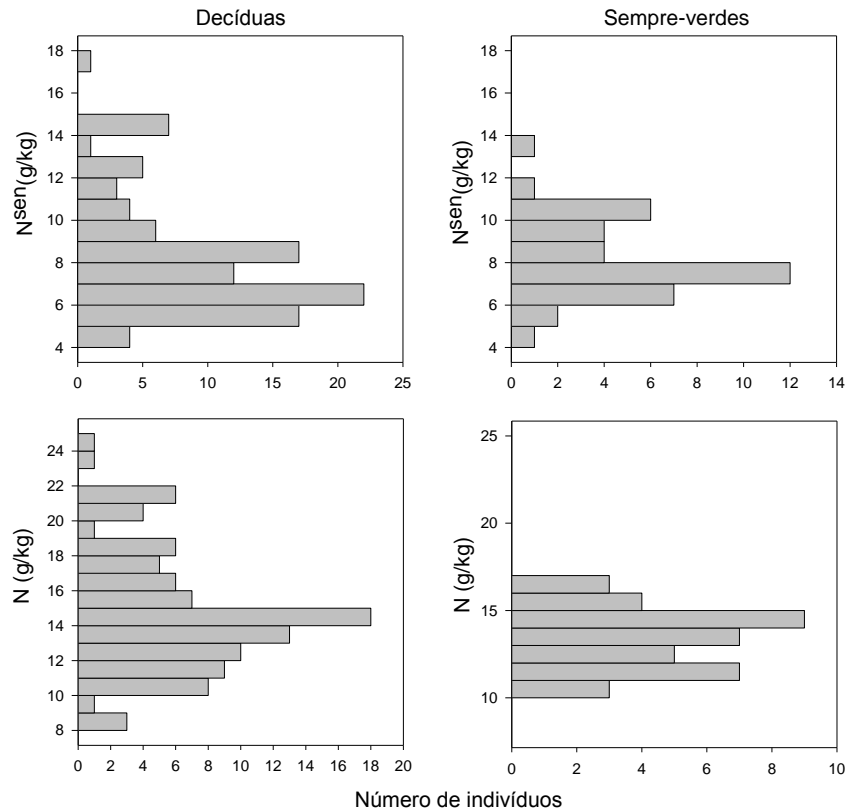


Figura 15: Frequência de distribuição dos teores de nitrogênio nas folhas senescentes (N^{sen} g.kg⁻¹) e verdes (N g.kg⁻¹), por grupo fenológico, para os indivíduos (decíduos = 99, sempre-verdes = 38) amostrados no Parque Nacional de Brasília.

A eficiência de ressorção de fósforo das espécies decíduas ($P_{ER\%} = 64,9 \%$, intercepto do modelo: 64,94, erro padrão $\pm 3,36$) foi aproximadamente 25 % superior ao das sempre verdes ($P_{ER\%} = 52,1\%$, termo preditor do modelo: -12,75, erro padrão $\pm 5,86$) (Figura 16). As eficiências de ressorção para N, K e Mg não diferiram significativamente entre os grupos fenológicos (Tabela 6).

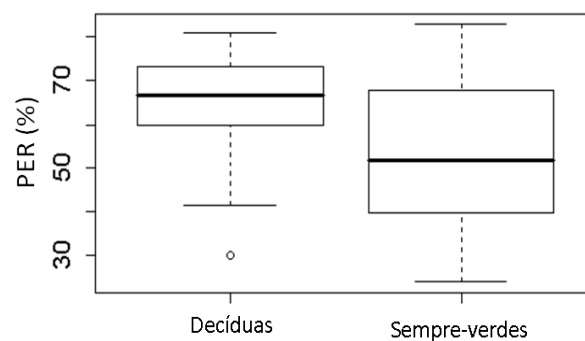


Figura 16: Eficiência de ressorção de fósforo foliar (PER %) para os indivíduos das 10 espécies decíduas (n = 99) e 5 espécies sempre-verdes (n = 38) amostrados no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.

O fósforo foi o nutriente que mostrou a maior eficiência de ressorção (60,7 %) e os menores coeficientes de variação para os teores nas folhas verdes (10,9 %) e senescidas (26,2 %) quando consideradas todas as espécies amostradas (Tabela 8). A menor eficiência de ressorção de nitrogênio (50,5 %) em comparação com a de fósforo (60,7 %) mostra uma maior eficiência de ressorção proporcional de fósforo (Tabela 8).

Tabela 8: Médias dos atributos foliares para todas as espécies amostradas (N = 137 indivíduos de 15 espécies) no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.

Atributos Foliares	Folhas verdes	Folhas senescidas	Eficiência de Ressorção %
Nitrogênio (g.kg ⁻¹)	14,47	8,2	50,5
CV ¹ %	(18,3)	(28,4)	(15,6)
Fósforo (g.kg ⁻¹)	0,72	0,32	60,7
CV ¹ %	(10,9)	(26,2)	(20,8)
Potássio (g.kg ⁻¹)	4,53	2,45	52,1
CV ¹ %	(30,8)	(35,7)	(26,2)
Magnésio (g.kg ⁻¹)	1,57	1,38	24,0
CV ¹ %	(31,9)	(30,7)	(44,4)
razão N/P	20,1	25,4	
CV ¹ %	(19,5)	(34,7)	

¹CV % = Coeficiente de variação.

As médias ponderadas (CWM, “community-level weighted means of trait values”) pelo IVI das espécies mostraram valores similares às médias aritméticas para os teores de nitrogênio (CWM = 13,92 g.kg⁻¹, Média Aritmética = 14,47 g.kg⁻¹) e de fósforo (CWM = 0,71 g.kg⁻¹, Média Aritmética = 0,72 g.kg⁻¹) nas folhas verdes. Assim como para as folhas verdes, as médias CWM ponderadas pelo IVI para as folhas senescidas também não mostraram grande diferença para os teores de nitrogênio (CWM = 7,7 g.kg⁻¹, Média Aritmética = 8,2 g.kg⁻¹), fósforo (CWM = 0,30 g.kg⁻¹, Média Aritmética = 0,32 g.kg⁻¹) e para as eficiências de ressorção de nitrogênio (CWM = 51,5 %, Média Aritmética = 50,5 %) e fósforo (CWM = 63,3 %, Média Aritmética = 60,7 %).

6.4 DIFERENÇAS ENTRE OS GRUPOS FENOLÓGICOS EM RELAÇÃO À INFLUÊNCIA DAS CARACTERÍSTICAS DO SOLO NOS ATRIBUTOS FOLIARES

O teor de fósforo nas folhas verdes (P_{verdes}) do grupo sempre-verde analisado separadamente mostrou relação significativa (positiva) com as concentrações de P disponível de 0-10 cm ($P_{0-10\text{cm}}$) (P_{verdes} : $0,5975 \text{ g.kg}^{-1} \pm 0,047$, efeito da $P_{0-10\text{cm}}$: $-0,1137 \pm 0,041$) e de P de 10-20cm ($P_{10-20\text{cm}}$) (P_{verdes} : $0,6262 \text{ g.kg}^{-1} \pm 0,037$, efeito da $P_{10-20\text{cm}}$: $-0,0911 \pm 0,031$), sendo que as estimativas mostram que o efeito da concentração de $P_{0-10\text{cm}}$ é mais forte que o da concentração de $P_{10-20\text{cm}}$ (Tabela 9). A concentração de fósforo nas folhas verdes do grupo decíduo analisado separadamente não mostrou relação significativa a $P_{0-10\text{cm}}$ e a $P_{10-20\text{cm}}$ (Tabela 9). O efeito da concentração de P do solo em relação ao teor de fósforo nas folhas verdes foi significativamente diferente ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos apenas para a $P_{0-10\text{cm}}$ (Tabela 9 e Figura 17).

A proficiência de resorção de fósforo foliar (atributo inversamente proporcional ao teor de fósforo nas folhas senescidas P_{sen}) das espécies sempre-verdes analisadas separadamente mostrou relação significativa (positiva) com a concentração de $P_{0-10\text{cm}}$ (P_{sen} : $0,2593 \text{ g.kg}^{-1} \pm 0,067$, efeito da $P_{0-10\text{cm}}$: $0,1252 \pm 0,047$) e com o índice de saturação de alumínio de 10-20 cm ($m_{10-20\text{cm}}$) (P_{sen} : $0,141 \text{ g.kg}^{-1} \pm 0,090$, efeito do $m_{10-20\text{cm}}$: $0,0042 \pm 0,001$) (Tabela 9 e figura 17). A eficiência de resorção de fósforo (P_{ER}) das espécies sempre-verdes também mostrou uma relação significativa (negativa), porém fraca, com o $m_{10-20\text{cm}}$ (P_{ER} : $77,82 \% \pm 11,67$, efeito do $m_{10-20\text{cm}}$: $-0,471 \pm 0,017$) (Tabela 9 e Figura 17).

A proficiência e a eficiência de resorção de fósforo foliar do grupo decíduo analisado separadamente não mostraram relações significativas com a $P_{0-10\text{cm}}$ e o $m_{10-20\text{cm}}$ (Tabela 9 e Figura 17). O efeito da concentração de $P_{0-10\text{cm}}$ do solo em relação à proficiência de resorção de fósforo foliar foi significativamente diferente ($p < 0,05$) entre os grupos fenológicos, assim

como o efeito do $m_{10-20\text{cm}}$ tanto para a eficiência quanto para proficiência de ressorção de fósforo foliar.

Os demais atributos foliares não mostraram interações significativas em relação às variáveis de solo.

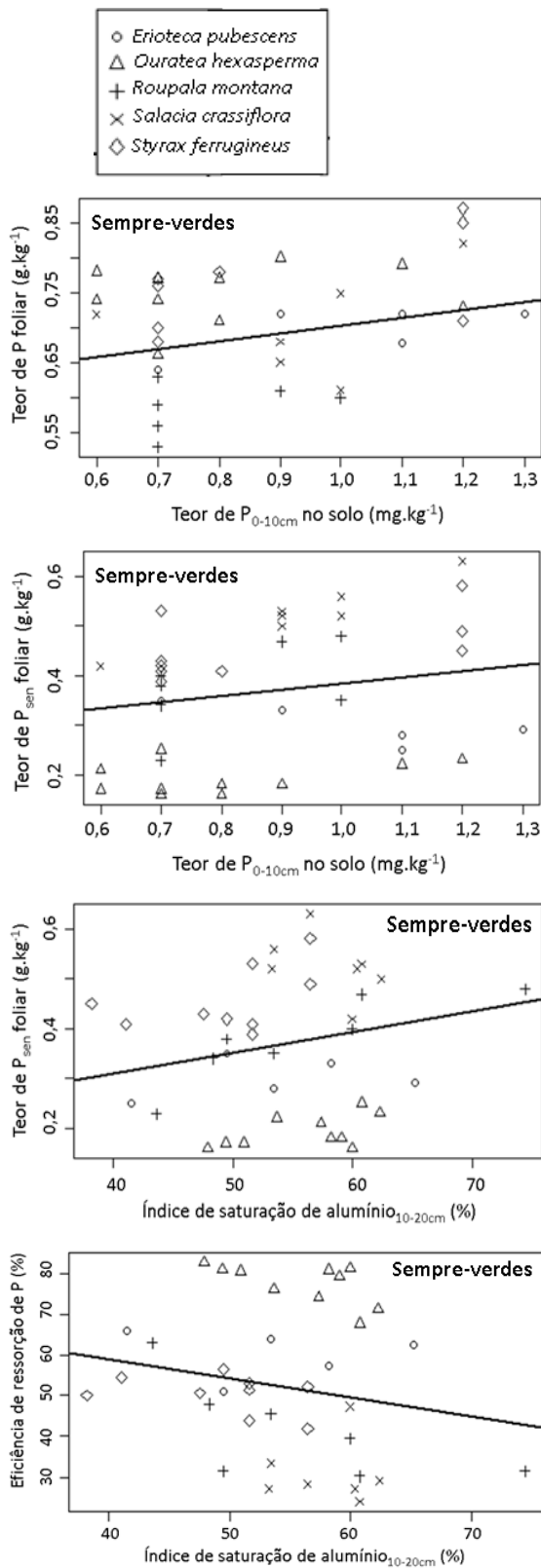
Tabela 9: Características do solo consideradas significativas como termos preditores para a variação dos atributos foliares no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília, separadas por grupo fenológico.

Atributos Foliares (Modelo)	Características do solo (Termo preditor)	Sempre-verdes		Decíduas	
		Estimativa	± EP	Estimativa	± EP
Concentração de fósforo nas folhas verdes (g.kg^{-1})	Intercepto	0,6262	± 0,037	Não significativo	
	Concentração de fósforo $_{10-20\text{ cm}}$ (mg.kg^{-1})	0,0911	± 0,031		
	Intercepto	0,5975	± 0,047	Não significativo	
	Concentração de fósforo $_{0-10\text{ cm}}$ (mg.kg^{-1}) (*)	0,1137	± 0,041		
Concentração de fósforo nas folhas senescidas (g.kg^{-1})	Intercepto	0,1413	± 0,090	Não Significativo	
	Índice de saturação de alumínio $_{10-20\text{ cm}}$ (%) (*)	0,0042	± 0,001		
	Intercepto	0,2593	± 0,067	Não significativo	
	Concentração de fósforo $_{0-10\text{ cm}}$ (mg.kg^{-1}) (*)	0,1252	± 0,047		
Eficiência de ressorção de fósforo (%)	Intercepto	77,822	± 11,67	Não significativo	
	Índice de saturação de alumínio $_{10-20\text{ cm}}$ (%) (*)	-0,4708	± 0,168		

Os indivíduos de uma mesma espécie foram considerados estatisticamente não independentes na análise através do uso de modelos mistos (LMM) aninhados pelas espécies. ± EP = Erro Padrão.

(*) = indicação de diferença significativa, ($p < 0,05$) entre os modelos (LMM) com e sem a interação com a fenologia.

Sempre-verdes



Decíduas

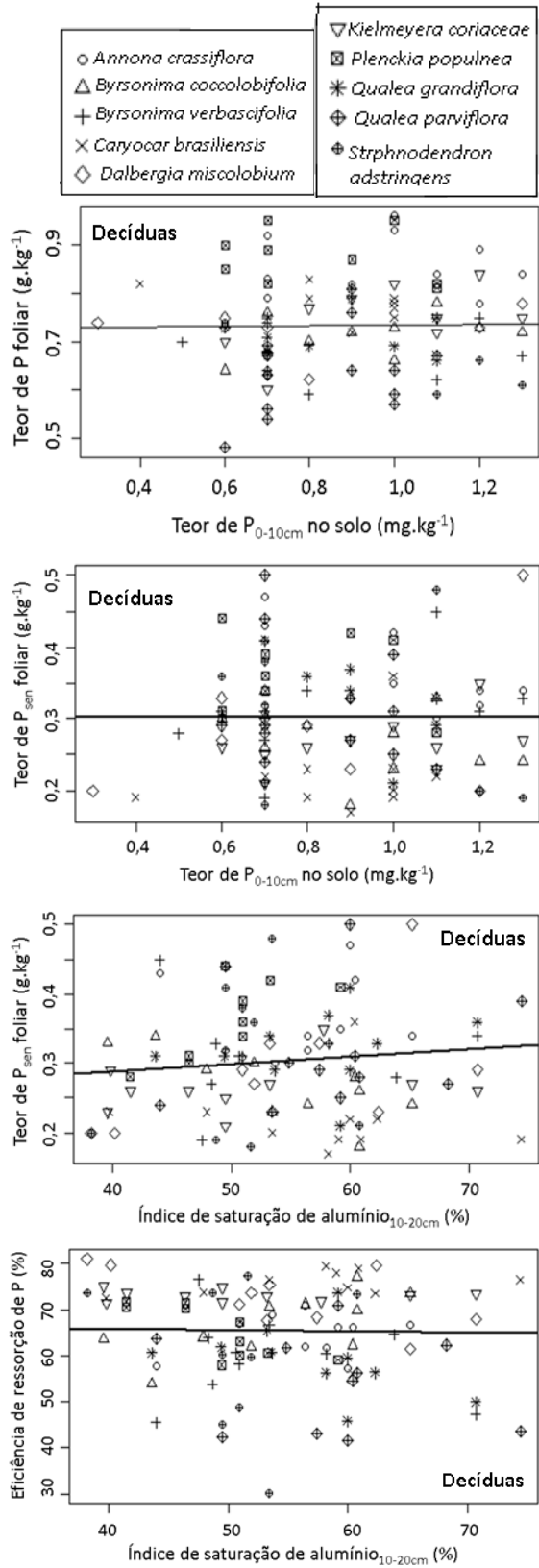


Figura 17: Modelos mistos (LMM) gerados pelo efeito das características do solo para os atributos foliares dos indivíduos agrupados por espécie e separados pelo grupo fenológico das 10 espécies decíduas ($n = 99$) e 5 espécies sempre-verdes ($n = 38$) no módulo ComCerrado do Parque Nacional de Brasília.

7. DISCUSSÃO

Os resultados das análises de amostras de solos na área de estudo mostraram valores coerentes com as características esperadas dentro de um intervalo de 0-20 cm de profundidade para os Latossolos Vermelho e Vermelho-Amarelo, como os descritos no Parque Nacional de Brasília por Farias *et al.*, (2008). Esses tipos de solo geralmente estão associados com as fitofisionomias de cerrado sentido restrito variando de denso a ralo (Ribeiro & Walter, 1998) como no presente estudo e em levantamentos anteriores no PNB (Farias *et al.*, 2008).

O teor matéria orgânica e o fósforo remanescente mostraram estar negativamente correlacionados. A correlação pode ser devido à capacidade dos compostos húmicos de adsorver fósforo e consequentemente diminuir o fósforo remanescente (Meurer *et al.*, 2004). No entanto, não foi verificada correlação significativa entre o fósforo disponível e os teores de matéria orgânica no solo para ambos os intervalos de profundidade. A ausência da correlação sugere que o fósforo disponibilizado pela decomposição da matéria orgânica é imediatamente consumido pela vegetação e pela microbiota local. Por outro lado, os ácidos orgânicos da matéria orgânica também podem diminuir a precipitação de fosfatos com íons de ferro e alumínio, influenciando positivamente a disponibilidade de fósforo (Meurer *et al.*, 2004).

O teor de matéria orgânica e a capacidade de troca catiônica do solo não mostraram correlação significativa. Em solos altamente intemperizados, como os solos sob o cerrado sentido restrito, os coloides da fração argila mostram baixa CTC e a matéria orgânica pode representar mais de 80 % do valor total da CTC, consequentemente pode-se esperar correlação entre o teor de matéria orgânica e a CTC. Por outro lado, apesar da matéria orgânica gerar um incremento de cargas negativas, ela é também responsável pela liberação de íons H^+ no solo e, portanto, as cargas só são efetivas em valores elevados de pH (Meurer *et al.*, 2004).

A correlação negativa verificada entre o teor de argila e os teores de fósforo disponível e fósforo remanescente pode ser devido à capacidade de adsorção do ânion fosfato pela fração argila do solo (Meurer *et al.*, 2004). Já a correlação positiva entre o teor de argila e o teor de matéria orgânica pode estar relacionada com a formação de complexos organo-minerais que proporcionam maior estabilidade dos agregados, maior tempo de residência de carbono e o acúmulo de matéria orgânica em solos mais argilosos (Meurer *et al.*, 2004). A correlação positiva da razão $C_{\text{orgânico}}/N_{\text{total}}$ com o teor de argila solo é consequência da associação entre a textura e o maior tempo de residência do carbono no solo.

O levantamento fitossociológico mostrou que o grupo fenológico das decíduas é dominante na comunidade. A dominância das decíduas é ainda maior quando consideramos apenas o grupo das 16 espécies com maior índice de valor de importância (IVI). Por outro lado, conforme verificado através de inventários florestais de áreas de cerrado sentido restrito, como os de Felfili *et al.* (1994), a dominância das espécies decíduas sobre as sempre-verdes não é um padrão para as áreas de cerrado sentido restrito.

Os teores de nutrientes nas folhas verdes de ambos os grupos fenológicos foram similares aos valores obtidos por outros trabalhos em cerrado sentido restrito (Franco *et al.*, 2005; Nardoto *et al.*, 2006; Araújo & Haridasan, 2007) e outras savanas neotropicais (Sarmiento *et al.*, 1985). Por outro lado, ambos os grupos fenológicos mostraram valores inferiores às médias globais de concentração de nutrientes obtidas em meta-análise de dados de 31 países por Vergutz *et al.* (2012).

A menor AFE do grupo de espécies sempre-verdes ($50,7 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) em comparação com as decíduas ($66,0 \text{ cm}^2.\text{g}^{-1}$) corrobora parcialmente a hipótese de que as espécies sempre-verdes do Cerrado apresentam um maior investimento em estruturas para resistência física em detrimento do investimento em uma maior concentração de nutrientes foliares para a fotossíntese. A AFE reflete a relação de custo e benefício entre o investimento em uma maior

área de captura luminosa para fotossíntese e o investimento em estruturas de resistência física e compostos secundários para manutenção de um maior tempo de vida da folha (Coley *et al.*, 1985; Kikuzawa, 1995; Westoby *et al.*, 2002). Trabalhando com 11 espécies nativas em cerrado sentido restrito Franco *et al.* (2005) concluíram que a assimilação máxima de CO₂ foi positivamente correlacionada com a AFE e com as concentrações de N e P nas folhas verdes e verificaram que as espécies decíduas (5 espécies) mostraram maiores valores desses atributos do que espécies sempre-verdes (6 espécies). O presente trabalho também verificou correlações positivas significativas entre a AFE e as concentrações de P e de N por massa foliar. No entanto, não foram verificadas diferenças significativas entre os grupos fenológicos para os teores de nutrientes por massa nas folhas verdes.

Por outro lado, as espécies sempre-verdes mostraram maiores teores por área foliar de N_{area} (decíduas = 2,27 g.m⁻² e sempre-verdes = 2,66 g.m⁻²), P_{area} (decíduas = 0,11 g.m⁻² e sempre-verdes = 0,14 g.m⁻²) e K_{area} (decíduas = 0,67 g.m⁻² e sempre-verdes = 0,96 g.m⁻²). Os maiores teores de N_{area}, P_{area} e K_{area} por área foliar das sempre-verdes está associado com a menor área foliar específica em relação às decíduas. Carvalho *et al.* (2007) trabalhando com três espécies decíduas e três sempre-verdes nativas em cerrado sentido restrito também verificaram maiores teores de nitrogênio e fósforo expressos por área foliar nas espécies sempre-verdes em relação às decíduas.

Trabalhando com espécies nativas em cerrado sentido restrito, Araújo & Haridasan (2007) verificaram que as diferenças de concentração de nutrientes entre os grupos fenológicos apresentam uma variação sazonal e as maiores diferenças entre os grupos foram observadas em outubro (final da estação seca – transição para estação chuvosa), com uma gradativa diminuição das diferenças até junho (estação seca). As concentrações de nitrogênio e fósforo foliares verificadas por Carvalho *et al.* (2007) em cerrado sentido restrito também foram maiores próximo ao início da estação chuvosa (novembro) em comparação com a

estação seca (junho). Por outro lado, comparando as variações nas concentrações de nutrientes foliares ao longo de um ano, Villela & Lacerda (1992) verificaram que as principais variações estavam relacionadas com os padrões de produção e queda das folhas, indicando que a sazonalidade na variação nos teores de nutrientes foliares está mais relacionada com os mecanismos endógenos de conservação e absorção de nutrientes associados à maturação e senescência foliar do que com as variações ambientais ao longo do ano. Considerando que as folhas do presente trabalho foram coletadas entre março e abril (estação chuvosa) (ANEXOS – Tabela 7), a ausência de diferença significativa quanto aos teores de nutrientes por massa entre os grupos fenológicos pode estar relacionada com o período de coleta associado à maior ressorção de nutrientes foliares das espécies decíduas em relação às sempre-verdes.

A maior frequência de indivíduos com as concentrações de fósforo nas folhas senescidas inferiores a $0,35 \text{ g.kg}^{-1}$ verificada para as espécies decíduas contrasta com as sempre-verdes que mostraram uma distribuição dispersa com valores mais altos. De acordo com as indicações globais para eficiência e proficiência de ressorção sugeridas por Killingbeck (1996), a proficiência é considerada completa em plantas que reduzem a concentração foliar de N e P para valores menores que $7,0 \text{ g.kg}^{-1}$ e $0,5 \text{ g.kg}^{-1}$, respectivamente. Os teores médios de nitrogênio ($8,2 \text{ g.kg}^{-1}$) e fósforo ($0,32 \text{ g.kg}^{-1}$) nas folhas senescidas para todas as espécies amostradas indicam que a comunidade de arbóreas apresenta uma proficiência intermediária para ressorção de nitrogênio e completa para ressorção de fósforo.

A alta razão N/P das folhas verdes (20,1) em conjunto com a menor variação dos teores de P em ambos os grupos fenológicos e com a comparação dos parâmetros de ressorção sugerem que a limitação por P é mais importante do que a limitação por outros nutrientes em nível de comunidade. As razões N/P foliares obtidas pelos trabalhos de Nardoto *et al.*, (2006) (N/P = 18) e Araújo & Haridasan (2007) (N/P = 23) e outros atributos foliares (teores e

ressorção de nutrientes foliares) obtidos por esses trabalhos, que juntos somam resultados para 17 espécies nativas em cerrado sentido restrito (9 decíduas e 8 sempre-verdes), corroboram a limitação por P em nível de comunidade obtidas pelo presente trabalho.

A maior eficiência de ressorção de fósforo do grupo de espécies decíduas (64,9 %) em comparação com as sempre-verdes (52,1 %) corrobora a hipótese de que as decíduas compensam o custo da produção de folhas com um menor tempo de vida conservando uma maior proporção de nutrientes no indivíduo durante a senescência foliar. Em uma recente meta análise de 86 estudos com 31 países de diversos continentes, Vegutz *et al.* (2012) verificou que as espécies decíduas mostraram maiores eficiências de ressorção de N, K e Mg foliares em relação às sempre-verdes. No entanto, a comparação com outros trabalhos (Killingbeck, 1996; Aerts, 1996, Kobe *et al.*, 2005) mostra que os resultados são contraditórios em relação aos parâmetros de ressorção entre os grupos fenológicos. Por outro lado, a maior eficiência de ressorção para as espécies decíduas, esperada pelo presente trabalho, está relacionada com o fato de que no Cerrado os diferentes grupos fenológicos coexistem em uma mesma área (Franco *et al.*, 2005; Lenza & Klink, 2006) e que, portanto, devem se diferenciar pelos atributos foliares para compensar as diferentes demandas de cada estratégia fenológica (Franco *et al.*, 2005). A ausência de diferenças significativas entre os grupos fenológicos quanto à ressorção dos outros nutrientes (N, K e Mg) pode estar relacionada com a menor mobilidade desses elementos dentro da planta em conjunto com forte limitação por fósforo imposta pelo ambiente.

Comparando os diferentes nutrientes, o fósforo foi o que mostrou a maior eficiência de ressorção (60,7 %) considerando os resultados para ambos os grupos fenológicos. Por outro lado, diversos trabalhos evidenciam que a eficiência de ressorção de fósforo geralmente é maior do que a de nitrogênio, sugerindo que o fósforo seja mais prontamente retranslocável que o nitrogênio nos tecidos vegetais (Aerts & ChapinIII, 2000). A eficiência de ressorção é

um importante mecanismo para a sobrevivência e a produtividade das espécies perenes, sendo um fator chave para a ciclagem de nutrientes entre o solo e a planta (Vitousek, 1982). Portanto, a maior eficiência de ressorção de fósforo destaca a importância do elemento para a comunidade de arbóreas e também indica a escassez desse elemento na serapilheira gerada pelo fluxo foliar dessas espécies.

A maior ressorção de P em relação aos outros nutrientes foliares já foi evidenciada para espécies nativas em cerrado sentido restrito e também é comum em outros biomas. Nardoto *et al.* (2006), por exemplo, trabalhando com cinco espécies decíduas e cinco sempre-verdes em cerrado sentido restrito, também verificaram uma ressorção de P (40 - 70 %) superior à de N (14 - 37 %) foliar em nível de comunidade. Os solos sob o Cerrado geralmente mostram baixos teores de fósforo disponível (Lopes & Cox, 1977; Furley & Ratter, 1988; Haridasan, 2008; Resende *et al.*, 2011). A limitação por fósforo também já foi evidenciada em outros ecossistemas com solos altamente intemperizados como as florestas tropicais úmidas e secas (Vitousek, 1984), sendo que os teores de fósforo mostram estreita relação com o grau de intemperismo desses solos e exercem uma importante influência sobre o ciclo do nitrogênio (Quesada *et al.*, 2010). Não obstante, geralmente os solos sob o cerrado mostram teores de fósforo ainda mais baixos do que os solos amazônicos (Resende, 2011). As evidências estão de acordo com a teoria de que ecossistemas mais antigos são mais limitados por fósforo do que por nitrogênio (Walker & Syers, 1976).

Os atributos foliares são importantes indicadores que permitem determinar relações entre as espécies estabelecidas e o meio abiótico (Aerts & Chapin III, 2000). A análise das relações entre a concentração de nutrientes do solo e os atributos foliares mostrou as relações significativas (positivas) para a concentração de fósforo nas folhas verdes e senescentes somente para o grupo de espécies sempre-verdes em relação à concentração de fósforo disponível no solo na profundidade de 0-10 cm, contrariando a hipótese de que as espécies

decíduas responderiam mais fortemente às variações na disponibilidade de nutrientes do solo. Por outro lado, o grupo fenológico sempre-verde possui sete indivíduos de *Roupala montana* (Proteaceae) e as proteáceas apresentam raízes proteóides que possibilitam uma maior capacidade de captação de fósforo pela rizosfera (Lambers *et al.*, 2011). Complementarmente o fósforo remanescente mostrou relação negativa com o teor de matéria orgânica que por sua vez não mostrou relação significativa com o fósforo disponível, sugerindo que o fósforo disponibilizado pela decomposição é imediatamente consumido pela vegetação e pelos micro-organismos do solo reiterando a importância da maior capacidade de aquisição de fósforo.

A proficiência (inversamente proporcional ao teor do nutriente nas folhas senescentes) e a eficiência de ressorção de fósforo foliar mostraram relação negativa com o índice de saturação de alumínio do solo na profundidade de 10-20 cm ($m_{10-20cm}$) somente para o grupo de espécies sempre-verdes. A adsorção dos íons fosfato nos colóides da fração argila está relacionada com o pH e com a concentração de alumínio no solo (precipitação em fosfatos de alumínio), sendo que em baixos valores de pH os oxidróxidos de alumínio influenciam positivamente a capacidade de adsorção de fosfato (Meurer *et al.*, 2004). Portanto, a relação negativa é aparentemente contra intuitiva já que o aumento da saturação de alumínio deve diminuir a disponibilidade de fósforo, no entanto, a relação foi significativa apenas para o grupo sempre-verdes e os indivíduos da família Proteaceae podem ter influenciado o resultado. Não obstante, outras estratégias como a secreção de enzimas como as fosfatases e a associação com micorrizas podem possibilitar o aproveitamento do fósforo em meios com alta saturação de alumínio (Lambers *et al.*, 2011).

A maior eficiência de ressorção de nutrientes possibilita uma menor dependência da disponibilidade de nutrientes do solo (Aerts & ChapinIII, 2000). Portanto, a menor dependência da disponibilidade de fósforo do solo verificada para o grupo de espécies decíduas pode ser consequência da maior eficiência de ressorção de fósforo foliar evidenciada

para esse grupo fenológico pelo presente trabalho. Considerando a época de coleta do presente trabalho (março – estação chuvosa), a menor resposta das decíduas quanto à eficiência de ressorção e ao teor de fósforo foliar também pode ser devido à maior redução nos teores de nutrientes foliares das espécies decíduas em relação às sempre-verdes ao longo da estação chuvosa.

As médias CWM ponderadas pelo IVI mostraram valores muito próximos às médias aritméticas. O menor teor de nutrientes foliares e as maiores eficiência e proficiência de ressorção são atributos associados às estratégias de crescimento e sobrevivência das espécies nativas de ambientes com baixa disponibilidade de nutrientes nos diferentes compartimentos do ecossistema (Vitousek, 1982; ChapinIII, 1993; Aerts, 1999). Portanto, a média ponderada CWM destacou que as espécies com maior IVI, selecionadas para o presente estudo, mostraram atributos conservativos quanto ao uso e a conservação de nutrientes.

Nesse contexto é importante ressaltar que apesar de termos considerado as 15 espécies responsáveis por aproximadamente 70 % da biomassa lenhosa seca total para as análises, as características das outras espécies com menor peso para biomassa total continuam sendo uma questão em aberto para o módulo ComCerrado-SISBIOTA do PNB e trabalhos posteriores podem trazer importantes informações sobre as características dessas espécies não dominantes e suas relações com o funcionamento do ecossistema. Adicionalmente, o uso de modelos mistos (LMM) para a análise dos resultados possibilitou considerar a variação espacial dos atributos foliares e das características do solo dentro das parcelas para embasar as análises estatísticas, sendo seu uso indicado para trabalhos posteriores nos módulos ComCerrado-SISBIOTA.

8. CONCLUSÕES

Com relação à primeira hipótese, as espécies decíduas mostraram uma maior área foliar específica em relação às sempre-verdes. A maior área foliar específica das espécies decíduas

indicou um menor investimento em estruturas não fotossintéticas, sugerindo a manutenção de um menor tempo máximo de vida da folha para esse grupo fenológico e corroborando parcialmente a primeira hipótese. Era esperada uma maior concentração de nutrientes por massa foliar associada ao grupo fenológico decíduo, no entanto, isso não foi verificado.

Com relação à segunda hipótese, o presente trabalho verificou que as decíduas mostraram uma eficiência de ressorção de fósforo foliar maior do que as sempre-verdes. De acordo com os resultados obtidos para os atributos foliares das espécies amostradas, as espécies de ambos os grupos fenológicos são mais limitadas por fósforo do que por nitrogênio. Esse resultado indica que a ressorção de fósforo é um importante atributo foliar para as espécies decíduas, corroborando a hipótese da compensação do período sem folhas e do custo de construção de folhas com um menor tempo máximo de vida proporcionando o aumento do tempo de residência do nutriente no indivíduo através da ressorção. A maior eficiência de ressorção de fósforo foliar também pode ser um fator importante para a maior abundância das decíduas na comunidade analisada, tendo em vista que os resultados indicam que a comunidade é mais limitada por fósforo do que por nitrogênio.

Com relação à terceira hipótese, as espécies sempre-verdes responderam mais fortemente às variações no teor de P_{0-10cm} e no índice de saturação de alumínio do solo, contrariando a hipótese de que as decíduas responderiam mais fortemente às variações de disponibilidade de nutrientes no solo. Considerando que a maior eficiência de ressorção de nutrientes possibilita uma menor dependência da disponibilidade de nutrientes, a maior eficiência de ressorção de fósforo das espécies decíduas pode estar relacionada com uma menor sensibilidade às variações nas características químicas do solo para esse grupo fenológico, verificada no presente trabalho. Portanto, as espécies decíduas podem ser mais dependentes da ciclagem interna de P no indivíduo em detrimento da disponibilidade do nutriente no solo sugerindo uma ciclagem de P ainda mais conservativa para as decíduas do

que para as sempre-verdes em cerrado sentido restrito. Por outro lado, a presença da espécie *Roupala montana* (Proteaceae) e a maior capacidade de aquisição de fósforo das raízes proteóides típicas dessa família pode ter afetado os resultados do grupo de espécies sempre-verdes.

Considerando os resultados obtidos por Kozovits *et al.* (2007) com experimento de fertilização em cerrado sentido restrito onde apenas duas espécies decíduas responderam ao tratamentos com adição N+P e uma espécie decídua respondeu ao tratamento com adição de P, os resultados do presente trabalho sugerem que a tradicional abordagem agrônômica de que o nutriente limitante é indicado pela indução de crescimento através da fertilização é cada vez menos coerente com o contexto de espécies vegetais que evoluíram sob uma baixa concentração de nutrientes no solo.

9. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aerts, R. 1996. Nutrient Resorption from Senescing Leaves of Perennials: Are there General Patterns? *Journal of Ecology*, 84(4): 597-608.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany*, 50(330): 29-37.
- Aerts, R & ChapinIII, FS. 2000. The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in Ecological Research*, 30: 1-66.
- Araújo, JF. & Haridasan, M. 2007. Relação entre deciduidade e concentrações foliares de nutrientes em espécies lenhosas do cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(3): 533-542.
- Brower, Zar & Ende. 1984. *Field and laboratory methods for general ecology*. 2ed. Wm. C. Brown Publishers, Dubuque, Iowa, 226p.
- Bucci, SJ; Goldstein, G; Meinzer, FC; Franco, AC; Campanello, P; Scholz, FG. 2005. Mechanisms contributing to seasonal homeostasis of minimum leaf water potential and predawn disequilibrium between soil and plant water potential in Neotropical savanna trees. *Trees*, 19: 296-304.

- Carvalho, APF; Bustamante, MMC; Kozovits, AR; Asner, GP. 2007. Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de cerrado com diferentes estratégias fenológicas. *Revista Brasileira de Botânica*, 30(1): 19-27.
- Cech, PG; Kuster, T; Edwards, PJ; Venterink, HO. 2008. Effects of herbivory, fire and N² fixation on nutrient limitation in a humid african savana. *Ecosystems*, 11: 991-1004.
- Cianciaruso, MV; Silva, IA; Manica, LT; Souza, JP. 2013. Leaf habit does not predict leaf functional traits in cerrado woody species. *Basic and Applied Ecology*, 14: 404-412.
- Cornelissen, JHC; Lavorel, S; Garnier, E; Díaz, S; Buchmann, N; Gurvich, DE; Reich, PB; ter Steege, H; Morgan, HD; van der Heijden, MGA; Pausas, JG; Pooter, H. 2003. A handbook protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335-380.
- Costa, FRC. & Magnusson, WE. 2010. The Need for Large-Scale, Integrated Studies of Biodiversity the Experience of the Program for Biodiversity Research in Brazilian Amazonia. *Natureza & Conservação*, 8: 3-12.
- ChapinIII, FS. 1993. The evolutionary basis of biogeochemical soil development. *Geoderma*, 57: 223-227.
- ChapinIII, FS; Vitousek, PM; Cleve, KV. 1986. The nature of nutrient limitation in plant communities. *The American Naturalist*, 127(1): 48-58.
- Cuevas E. & Medina E. 1988. Nutrient dynamics within Amazonian forests. II. Fine root growth, nutrient availability and leaf litter decomposition. *Oecologia*, 76(2): 222-235.
- Eiten, G. 1972. The Cerrado vegetation of Brazil. *Botanical Review*, 38: 201-341.
- Elser, JJ; Bracken, MES; Cleland, EE; Gruner, DS; Harpole, WS; Hillebrand, H; Ngai, JT; Seabloom, EW; Shurin, JB; Smith, JE. 2007. Global analysis of nitrogen and phosphorus limitation of primary producers in freshwater, marine and terrestrial ecosystems. *Ecology Letters*, 10: 1135-1142.
- Farias, MFR; Carvalho, APF; Júnior, OAC; Martins, ES; Reatto, A; Gomes, RAT. 2008. Relação entre os solos e fitofisionomias do Parque Nacional de Brasília, DF. *Boletim de Pesquisa e desenvolvimento* 224, Planaltina, DF: Embrapa Cerrados, 55p.
- Felfili, JM; Filgueiras, TS; Haridassan, M; SilvaJúnior, MC; Medonça, R; Rezende, AV. 1994. Projeto biogeografia do bioma Cerrado: vegetação e solos. *Caderno de Geociências do IBGE*, 12: 75-166.

- Franco, AC; Bustamante, MMC; Caldas, LS; Goldstein, G; Meinzer, FC; Kozovits, AR; Rundel, P; Coradin, VTR. 2005. Leaf functional traits of Neotropical savana trees in relation to seasonal water deficit. *Trees*, 19: 326-335.
- Furley, PA & Ratter, JA. 1988. Soil resources and plant communities of Central Brazilian Cerrado and their development. *Journal of Biogeography*, 15(1): 97-108.
- Givnish, TJ. 2002. Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, 36(3): 703-743.
- Grime, JP. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250: 26-30.
- Güsewell, S. 2004. N:P ratios in terrestrial plants: variation and functional significance. *New Phytologist*, 164: 243-266.
- Güsewell, S; Koerselman, W; Verhoeven, JTA. 2003. Biomass N:P ratios as indicators of nutrient limitation for plants populations in wetlands. *Ecological Applications*, 13(2): 372-384.
- Haridasan, M. 2008. Nutritional adaptations of native plants of the cerrado biome in acid soils. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 20(3): 183-195.
- Jackson, PC; Meinzer, FC; Bustamante, M; Goldstein, G; Franco, A; Rundel, PW; Caldas, L; Iglér, E; Causin, F. 1999. Partitioning of soil water among tree species in a Brazilian Cerrado ecosystem. *Tree physiology*, 19: 717-724.
- Jacobson, TKB; Bustamante, MMC; Kozovits, AR. 2010. Diversity of shrub tree layer, leaf litter decomposition and N release in a Brazilian Cerrado under N, P and N plus P additions. *Environmental Pollution*, 159(10): 2236-2242.
- Keddy, PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3: 157-164.
- Killingbeck, KT. 1986. The terminological jungle revisited: making case for use of the term resorption. *Oikos*, 46(2): 263-264.
- Killingbeck, KT. 1996. Nutrients in senesced leaves: keys to the search for potential resorption and resorption proficiency. *Ecology*, 77(6): 1716-1727.
- Kikuzawa, K. 1995. The basis for variation in leaf longevity of plants. *Vegetatio*, 121: 89-100.
- Kobe, RK; Lepczyk, CA; Iyer, M. 2005. Resorption efficiency decreases with increasing green leaf nutrients in a global data set. *Ecology*, 86(10): 2780-2792.
- Koerselman, W & Meuleman, AFM. 1996. The vegetation N:P ratio: a new tool to detect the nature of nutrient limitation. *Journal of applied Ecology*, 33(6): 1441-1450.

- Kozovits, AR; Bustamante, MMC; Garofalo, CR; Bucci, S; Franco, AC; Goldstein, G; Meinzer, FC. 2007. Nutrient resorption and patterns of litter production and decomposition in a Neotropical Savanna. *Functional Ecology*, 21: 1034-1043.
- Lambers, H; Finnegan, PM; Laliberté, E; Pearse, SJ; Ryan, MH; Shane, MW; Veneklaas, EJ. 2011. Phosphorus nutrition of Proteaceae in severely phosphorus-impovertished soils: Are there lessons to be learned for future crops? *Plant Physiology*, 156: 1058-1066.
- Lenti, FEB. 2014. *Arquitetura de copas de árvores decíduas e sempre-verdes em cerrado sentido restrito no Distrito Federal*. Dissertação de Mestrado - Universidade de Brasília.
- Lenza, E & Klink, CA. 2006. Comportamento fenológico de espécies lenhosas em um cerrado sentido restrito de Brasília, DF. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(4): 627-638.
- Lopes, AS; Cox, FR. 1977. Cerrado vegetation in Brazil: An edaphic gradient. *Agronomy Journal*, 69: 828-831.
- Lorenzi, H. 2002. *Árvores Brasileiras: manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas do Brasil*. Ed. Nova Odessa: Instituto Plantarum, São Paulo.
- Ludwig, F; de Kroon, H; Prins, HHT; Berendse, F. 2001. Effects of nutrients and shade on tree-grass interactions in an East African Savanna. *Journal of Vegetation Science*, 12: 579-588.
- Marschner, Petra. 2012. *Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants*. Academic Press, London, 651p.
- Miranda HS; Bustamante M; Miranda AC. 2002. The fire factor. In: *The cerrados of Brazil* (P.S. Oliveira & R.J. Marquis, eds.). Columbia University Press, New York, p.51-68
- Meurer, EJ; Rhenheimer, D; Bissani, CA. 2004. Fenômeno de sorção em solos. In: Meurer EJ (Ed.) *Fundamentos de química do solo*. 2ed. Porto alegre: Gênese, p.131-179.
- Monk, CD. 1966. An ecological significance of evergreenness. *Ecology*, 47(3): 504-505.
- Morais, HC; Diniz, IR; Baumgarten, L. 1995. Padrões de produção de folhas e sua utilização por larvas de Lepidoptera em um cerrado de Brasília. *Revista Brasileira de Botânica*, 18: 163-170.
- Nardoto, GB; Bustamante, MMC; Pinto, AS; Klink, CA. 2006. Nutrient use efficiency at ecosystem and species level in savanna areas of Central Brazil and impacts of fire. *Journal of Tropical Ecology*, 22: 191-201.

- Nardoto, GB; Ometto, JPHB; Ehleringer, JR; Bustamante, MMC; Martinelli, LA. 2008. Understanding the influences of spacial patterns on N availability within the Brazilian Amazon Forest. *Ecosystems*, 11: 1234-1246.
- Pirani, FR; Sanchez, M; Pedroni, F. 2009. Fenologia de uma comunidade arbórea em cerrado sentido restrito, Barra do Garças, MT. *Acta Botanica Brasilica*, 23: 1096-1109.
- Prado, CHBA & Moraes, JAPV. 1997. Photosynthetic capacity and specific leaf mass in twenty woody species of Cerrado vegetation under field conditions. *Photosynthetica*, 33: 103-112.
- Quesada, CA; Lloyd, J; Schwarz, M; Patiño, S; Baker, TR; Czimczik, C; Fyllas, NM; Martinelli, L; Nardoto, GB; Schmeller, J; Santos, AJB; Hodnett, MG; Herrera, R; Luizão, FJ; Arneeth, A; Lloyd, G; Dezzio, N; Hilke, I; Kuhlmann, I; Raessler, M; Brand, WA; Geilmann, H; Moraes Filho, JO; Carvalho, FP; AraujoFilho, RN; Chaves, JE; Cruz Junior, OF; Pimentel, TP; Paiva, R. 2010. Variations in chemical and physical properties of Amazon Forest soils in relation to their genesis. *Biogeosciences*, 7: 1515-1541.
- R Development Core Team. 2011. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Resende, JCF; Markewitz, D; Klink, CA; Bustamante, MMC; Davidson, EA. 2011. Phosphorus cycling in a small watershed in the Brazilian Cerrado: impacts of frequent burning. *Biogeochemistry*, 105: 105-118.
- Rezende, AV; doVale, AT; Sanquetta, CR; Filho, AF; Felfili, JM. 2006. Comparação de modelos matemáticos para estimativa do volume, biomassa e estoque de carbono da vegetação lenhosa de um cerrado *sensu stricto* em Brasília, DF. *Scientia Florestalis*, 71: 65-76.
- Ribeiro, JF. & Walter, TMB. 1998. Fitofisionomias do bioma cerrado. In: *Cerrado: ambiente e flora*. (M. Sano & S.P. Almeida, eds.). Embrapa Cerrados, Planaltina, DF, p. 89-166.
- Richardson, AD; Keenan, TF; Migliavacca, M; Ryu, Y; Sonnentag, O; Toomey, M. 2013. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system. *Agricultural and Forest Meteorology*, 169: 156-173.
- Sarmiento, G; Goldstein, G; Meinzer, F. 1985. Adaptive strategies of woody species in neotropical savannas. *Biological Review*, 60: 315-355.
- Silva Júnior, MC; Santos, GC; Nogueira, PE; Munhoz, CBR; Ramos, AE. 2005. *100 Árvores do Cerrado: Guia de Campo*. Ed. Rede de sementes do Cerrado, Brasília, 278p.

- Silvério, DV & Lenza, E. 2010. Fenologia de espécies lenhosas em um cerrado típico no Parque Municipal do Bacaba, Nova Xavantina, Mato Grosso, Brasil. *Biota Neotropica*, 10(3): 205-216.
- Townsend, AR; Cleveland, CC; Asner, GP; Bustamante, MMC. 2007. Controls over foliar N:P ratios in tropical rain forests. *Ecology*, 88(1): 107-118.
- Townsend, AR; Cleveland, CC; Houlton, BZ; Alden, CB; White, JWC. 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Frontiers in Ecology and Environment*, 9(1): 9-17.
- Tukey Jr., HB. 1970. The leaching of substances from plants. *Annual Reviews of Plant Physiology*, 21: 305-324.
- vanHeerwaarden, LM; Toet, S; Aerts, R. 2003. Current measures of nutrient resorption efficiency lead to substantial underestimation of real resorption efficiency: facts and solutions. *Oikos*, 101: 664-668.
- Vergutz, L; Manzoni, S; Porporato, A; Novais, RF; Jackson, RB. 2012. Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82(2): 205-220.
- Villela, DM & Lacerda, LD. 1992. Dinâmica de elementos minerais em folhas de duas espécies arbóreas do Cerrado. *Revista Brasileira de Botânica*, 52: 151-160.
- Vitousek, P. 1982. Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, 119(4): 553-572.
- Vitousek, P. 1984. Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65(1): 285-198.
- Vitousek, PM; Porder, S; Houlton, BZ; Chadwick, OA. 2010. Terrestrial phosphorus limitation: mechanisms, implications, and nitrogen-phosphorus interactions. *Ecological Applications*, 20(1): 5-15.
- Walker, TW & Syers, JK. 1976. The fate of phosphorus during pedogenesis. *Geoderma*, 15: 1-19.
- Westoby, M; Falster, DS; Moles, AT; Vesk, PA; Wright, IJ. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variations between species. *Annual Review in Ecology and Systematics*, 33: 125-159.
- Zuur, AF; Ieno, EN; Walker, NJ; Saveliev, AA; Smith, GM. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York, 574p.

ANEXOS:

Tabela 1: Lista de espécies amostradas no levantamento fitossociológico ($DAS_{30cm} > 5cm$) do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, em ordem decrescente de índice de valor de importância (IVI). N = número de indivíduos mensurados, DA ($ind.ha^{-1}$) = densidade absoluta, DR (%) = densidade relativa, CoA ($m^2.ha^{-1}$) = cobertura absoluta, CoR (%) = cobertura relativa, FA = frequência absoluta, FR(%) = frequência relativa, BS ($kg.ha^{-1}$) = biomassa lenhosa seca em quilogramas, BS (%) = proporção da biomassa lenhosa seca da espécie em relação à biomassa lenhosa seca total, BSac (%) = soma da proporção de biomassa lenhosa seca acumulada pelas espécies.

Espécie	Família	Fen	N	DA $Ind.ha^{-1}$	DR %	CoA $m^2.ha^{-1}$	CoR %	FA	FR %	IVI	BS $kg.ha^{-1}$	BS %	BSac %
<i>Qualea parviflora</i>	Vochysiaceae	DC	84	80,59	8,4	0,998	12,44	0,28	8,46	29,30	1812,2	13,75	13,75
<i>Qualea grandiflora</i>	Vochysiaceae	DC	75	71,96	7,5	1,049	13,08	0,244	7,38	27,96	2191,0	16,63	30,38
<i>Kielmeyera sp. (híbrida)</i>	Clusiaceae	DC	109	104,58	10,9	0,432	5,39	0,304	9,19	25,48	446,4	3,39	33,77
<i>Kielmeyera coriacea</i>	Clusiaceae	DC	103	98,82	10,3	0,427	5,32	0,26	7,86	23,48	399,1	3,03	36,80
<i>Ouratea hexasperma</i>	Ochnaceae	SV	90	86,35	9,0	0,480	5,98	0,28	8,46	23,45	356,0	2,70	39,50
<i>Caryocar brasiliensis</i>	Caryocaraceae	DC	47	45,09	4,7	0,659	8,22	0,172	5,20	18,12	933,6	7,08	46,58
<i>Eriotheca pubescens</i>	Malvaceae	SV	53	50,85	5,3	0,525	6,54	0,172	5,20	17,04	1026,6	7,79	54,37
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	Malpighiaceae	DC	44	42,22	4,4	0,274	3,42	0,152	4,59	12,41	414,5	3,15	57,52
<i>Dalbergia miscolobium</i>	Fabaceae	DC	34	32,62	3,4	0,231	2,87	0,116	3,51	9,78	416,9	3,16	60,68
<i>Annona crassiflora</i>	Annonaceae	DC	29	27,82	2,9	0,274	3,41	0,104	3,14	9,45	492,4	3,74	64,42
<i>Roupala montana</i>	Proteaceae	SV	26	24,95	2,6	0,127	1,59	0,092	2,78	6,97	132,0	1,00	65,42
<i>Salacia crassifolia</i>	Celastraceae	SV	22	21,11	2,2	0,154	1,92	0,084	2,54	6,66	152,0	1,15	66,58
<i>Stryphnodendron adstringens</i>	Fabaceae	DC	20	19,19	2,0	0,185	2,31	0,072	2,18	6,49	323,1	2,45	69,03
<i>Styrax ferrugineus</i>	Styracaceae	SV	15	14,39	1,5	0,178	2,22	0,06	1,81	5,54	270,0	2,05	71,08
<i>Byrsonima verbascifolia</i>	Malpighiaceae	DC	18	17,27	1,8	0,125	1,56	0,068	2,06	5,42	140,3	1,06	72,14
<i>Plenckia populnea</i>	Celastraceae	DC	21	20,15	2,1	0,075	0,93	0,068	2,06	5,09	78,9	0,60	72,74
<i>Aspidosperma macrocarpon</i>	Apocynaceae	DC	14	13,43	1,4	0,144	1,79	0,044	1,33	4,52	257,8	1,96	74,70
<i>Sclerolobium paniculatum</i>	Fabaceae	SV	8	7,68	0,8	0,212	2,64	0,032	0,97	4,41	740,7	5,62	80,32
<i>Pouteria ramiflora</i>	Sapotaceae	DC	10	9,59	1,0	0,130	1,61	0,036	1,09	3,70	217,2	1,65	81,96
<i>Erythroxylum suberosum</i>	Erythroxylaceae	DC	13	12,47	1,3	0,050	0,63	0,048	1,45	3,38	51,6	0,39	82,36
<i>Machaerium opacum</i>	Fabaceae	SV	8	7,68	0,8	0,123	1,54	0,032	0,97	3,30	296,1	2,25	84,60

<i>Connarus suberosus</i>	Connaraceae	DC	13	12,47	1,3	0,046	0,58	0,044	1,33	3,21	34,2	0,26	84,86
<i>Enterolobium gummiferum</i>	Fabaceae	DC	7	6,72	0,7	0,125	1,56	0,028	0,85	3,11	276,3	2,10	86,96
<i>Erythroxylum tortuosum</i>	Erythroxylaceae	DC	11	10,55	1,1	0,054	0,67	0,032	0,97	2,74	23,0	0,17	87,13
<i>Tabebuia ochracea</i>	Bignoniaceae	DC	8	7,68	0,8	0,058	0,72	0,032	0,97	2,49	78,9	0,60	87,73
<i>Myrcia splendens</i>	Myrsinaceae	SV	6	5,76	0,6	0,102	1,27	0,02	0,60	2,48	233,7	1,77	89,51
<i>Aspidosperma tomentosum</i>	Apocynaceae	DC	8	7,68	0,8	0,048	0,59	0,032	0,97	2,36	65,7	0,50	90,01
<i>Strychnos pseudoquina</i>	Fabaceae	SV	7	6,72	0,7	0,052	0,65	0,028	0,85	2,20	70,3	0,53	90,54
<i>Qualea multiflora</i>	Vochysiaceae	DC	7	6,72	0,7	0,047	0,58	0,028	0,85	2,13	72,9	0,55	91,09
<i>Psidium pohlianum</i>	Myrtaceae	DC	7	6,72	0,7	0,033	0,41	0,028	0,85	1,96	25,4	0,19	91,28
<i>Chamaecrista orbiculata</i>	Fabaceae	DC	7	6,72	0,7	0,021	0,26	0,028	0,85	1,80	7,6	0,06	91,34
<i>Schefflera macrocarpa</i>	Araliaceae	SV	3	2,88	0,3	0,083	1,03	0,012	0,36	1,69	320,0	2,43	93,77
<i>Myrsine guianensis</i>	Myrtaceae	SV	6	5,76	0,6	0,024	0,30	0,024	0,73	1,62	25,2	0,19	93,96
<i>Banisteriopsis latifolia</i>	Malpighiaceae	DC	6	5,76	0,6	0,032	0,39	0,02	0,60	1,60	41,9	0,32	94,28
<i>Diospyros burchellii</i>	Ebenaceae	DC	6	5,76	0,6	0,026	0,32	0,02	0,60	1,52	33,0	0,25	94,53
<i>Kielmeyera grandiflora</i>	Clusiaceae	DC	6	5,76	0,6	0,023	0,29	0,02	0,60	1,50	36,5	0,28	94,81
<i>Piptocarpha rotundifolia</i>	Asteraceae	DC	5	4,80	0,5	0,030	0,37	0,02	0,60	1,48	41,2	0,31	95,12
<i>Davilla elliptica</i>	Dilleniaceae	DC	5	4,80	0,5	0,016	0,20	0,02	0,60	1,31	6,4	0,05	95,17
<i>Tabebuia aurea</i>	Bignoniaceae	DC	4	3,84	0,4	0,031	0,38	0,016	0,48	1,27	52,4	0,40	95,57
<i>Guapira noxia</i>	Nyctaginaceae	DC	2	1,92	0,2	0,059	0,74	0,008	0,24	1,18	126,5	0,96	96,53
<i>Plathymenia reticulata</i>	Fabaceae	DC	2	1,92	0,2	0,052	0,65	0,008	0,24	1,10	106,6	0,81	97,34
<i>Heteropterys sp.</i>	Malpighiaceae	DC	3	2,88	0,3	0,025	0,31	0,012	0,36	0,98	39,9	0,30	97,64
<i>Eremanthus glomerulatus</i>	Asteraceae	SV	3	2,88	0,3	0,012	0,15	0,012	0,36	0,81	11,1	0,08	97,72
<i>Bowdichia virgilioides</i>	Fabaceae	DC	2	1,92	0,2	0,029	0,36	0,008	0,24	0,80	99,0	0,75	98,47
<i>Miconia pohliana</i>	Melastomataceae	SV	2	1,92	0,2	0,027	0,34	0,008	0,24	0,78	27,1	0,21	98,68
<i>Vochysia elliptica</i>	Vochysiaceae	SV	3	2,88	0,3	0,009	0,12	0,008	0,24	0,66	9,9	0,08	98,76
<i>Pterodon pubescens</i>	Fabaceae	DC	2	1,92	0,2	0,016	0,21	0,008	0,24	0,65	49,1	0,37	99,13
<i>Cybianthus sp</i>	Myrsinaceae	SV	2	1,92	0,2	0,009	0,11	0,008	0,24	0,55	5,0	0,04	99,17
<i>Byrsonima pachyphylla</i>	Malpighiaceae	SV	2	1,92	0,2	0,006	0,08	0,008	0,24	0,52	6,1	0,05	99,21
<i>Himatanthus obovatus</i>	Apocynaceae	DC	1	0,96	0,1	0,023	0,29	0,004	0,12	0,51	35,2	0,27	99,48

<i>Heteropteryx byrsonimifolia</i>	Malpighiaceae	DC	2	1,92	0,2	0,005	0,07	0,008	0,24	0,51	6,4	0,05	99,53
<i>Tibouchina candolleana</i>	Melastomataceae	SV	1	0,96	0,1	0,015	0,19	0,004	0,12	0,41	27,0	0,20	99,73
<i>Blepharocalyx salicifolius</i>	Myrtaceae	SV	1	0,96	0,1	0,006	0,08	0,004	0,12	0,30	10,7	0,08	99,81
<i>Couepia grandiflora</i>	Chrysobalanaceae	DC	1	0,96	0,1	0,005	0,06	0,004	0,12	0,28	5,4	0,04	99,85
<i>Miconia albicans</i>	Melastomataceae	SV	1	0,96	0,1	0,004	0,05	0,004	0,12	0,27	5,0	0,04	99,89
<i>Mimosa clausenii</i>	Fabaceae	DC	1	0,96	0,1	0,004	0,05	0,004	0,12	0,27	5,2	0,04	99,93
<i>Andira paniculata</i>	Fabaceae	DC	1	0,96	0,1	0,004	0,05	0,004	0,12	0,27	3,8	0,03	99,96
<i>Symplocos rahmnifolia</i>	Symplocaceae	DC	1	0,96	0,1	0,003	0,03	0,004	0,12	0,25	0,9	0,01	99,97
<i>Lafoensia pacari</i>	Lythraceae	DC	1	0,96	0,1	0,002	0,03	0,004	0,12	0,25	1,6	0,01	99,98
<i>Hymenaea stigonocarpa</i>	Fabaceae	DC	1	0,96	0,1	0,002	0,03	0,004	0,12	0,25	2,5	0,02	100
Total			1000	959	100	8.021	100	3.308	100	300	13177	100	

Tabela 2: Características edáficas das parcelas do módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília, as médias são compostas por cinco valores referentes às amostras coletadas nos trechos com as distâncias de 25, 75, 125, 175 e 225 metros ao longo das parcelas nos intervalos de profundidade de 0-10 cm (10) e 10-20 cm (20).

Parcela	N1500		N2500		N3500		N4500		N500		S1500		S2500		S3500		S4500		S500		Todas	
Perfil	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20	10	20
N (g.kg ⁻¹)	0,98	0,79	1,21	1,09	1,06	1,10	0,83	0,59	1,20	0,94	1,28	0,92	1,10	1,03	1,29	0,66	1,22	0,98	1,03	0,73	1,12	0,88
CV ¹ (%)	7,3	29,9	9,64	20,6	25,8	46,2	20,7	25,3	19,6	30,5	16,9	51,2	20,9	24,3	25,9	53,5	25,9	56,1	33,4	30,2	13,0	20,7
P (mg.kg ⁻¹)	1,0	1,2	0,8	0,8	1,0	0,6	0,7	0,7	0,9	0,9	1,0	0,9	0,7	0,6	0,6	0,6	0,8	0,7	1,1	0,8	0,9	0,8
CV ¹ (%)	23,3	30,9	10,2	11,8	18,9	43,0	15,4	22,8	23,3	24,5	28,9	12,1	44,4	28,3	31,2	30,5	42,6	33,9	14,4	31,9	18,2	25,2
K (mg.kg ⁻¹)	25	17	24	18	22	14	23	15	24	15	21	12	27	20	20	14	31	24	19	12	24	16
CV ¹ (%)	16,4	14,4	18,9	32,9	13,2	29,7	3,7	15,0	24,4	33,2	35,4	22,7	25,6	47,7	15,0	13,9	27,9	16,4	22,6	9,3	14,8	24,1
Ca (cmol _c .dm ⁻³)	0,27	0,29	0,21	0,19	0,27	0,33	0,55	0,48	0,33	0,24	0,30	0,22	0,36	0,34	0,15	0,15	0,35	0,28	0,42	0,35	0,32	0,29
CV ¹ (%)	49,8	33,5	21,8	27,0	42,1	39,5	5,8	2,6	31,3	49,2	33,3	15,4	33,3	33,1	17,0	20,0	31,4	9,5	58,2	45,5	34,8	33,0
Mg (cmol _c .dm ⁻³)	0,09	0,08	0,09	0,07	0,09	0,07	0,11	0,10	0,09	0,07	0,07	0,06	0,13	0,13	0,09	0,08	0,14	0,11	0,09	0,07	0,10	0,08
CV ¹ (%)	18,7	5,5	15,7	28,0	21,9	15,4	9,3	5,7	12,1	17,5	24,5	7,7	23,4	47,7	9,1	11,8	24,2	21,7	37,2	22,6	21,0	25,5
V ² (%)	4,7	5,7	4,4	4,1	5,0	5,9	9,1	8,5	4,8	4,6	6,3	5,9	6,5	6,8	3,7	3,6	6,3	6,0	6,9	6,4	5,8	5,8
CV ¹ (%)	24,4	16,3	13,7	37,8	17,7	21,9	7,8	5,9	15,4	22,8	16,0	17,4	18,3	16,8	11,0	10,9	22,0	6,6	35,6	24,5	27,4	24,4
pH H ₂ O	5,2	5,1	5,3	5,2	5,2	5,2	5,2	5,1	5,2	5,1	5,1	5,2	5,2	5,1	5,3	5,1	5,0	5,1	5,3	5,2	5,3	5,1
CV ¹ (%)	0,9	1,2	1,1	0,5	0,9	1,1	0,6	1,6	1,2	1,7	1,2	0,9	1,2	1,3	1,4	1,3	3,6	3,0	1,2	1,0	1,5	1,6
P-rem (mg.L ⁻¹)	7,9	7,9	9,9	8,8	11,1	9,9	13,1	10,6	7,4	6,6	19,1	18,7	7,3	6,5	9,6	9,0	9,9	9,4	18,2	17,0	11,3	10,4
CV ¹ (%)	12,9	16,0	11,9	15,3	15,0	4,4	17,7	12,2	6,0	15,6	9,9	17,3	31,8	30,8	12,0	13,0	6,0	7,3	22,8	13,6	39,2	40,6
MO ³ (g.kg ⁻¹)	53,0	43,1	40,3	33,3	40,3	30,5	25,7	24,3	53,2	43,6	23,8	19,1	53,8	45,2	49,6	43,6	59,2	49,1	22,7	19,4	42,2	35,1
CV ¹ (%)	13,6	6,9	13,8	16,6	23,3	24,3	6,5	12,0	6,2	3,9	8,1	3,0	13,5	21,6	9,8	2,5	12,9	8,2	23,6	18,2	32,8	32,2
Razão C/N	31,5	35,6	19,7	18,2	23,3	21,0	18,6	25,3	26,4	31,2	11,1	15,5	29,5	26,3	23,3	46,5	31,2	38,1	14,4	17,2	22,9	27,5
CV ¹ (%)	15,9	45,7	21,6	18,6	32,5	73,8	25,9	27,1	14,5	56,5	20,9	57,4	27,9	27,1	21,9	42,6	48,6	62,0	49,7	46,5	30,5	37,2

¹CV (%) = Coeficiente de variação, ²V (%) = Índice de saturação de bases, ³MO (g/kg) = Matéria orgânica

Tabela 3: Teores de nutrientes por massa e área foliar específica (AFE) das folhas maduras das espécies com maior índice de valor de importância (IVI) no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Espécie	Fen *	AFE (cm ² .g ⁻¹)	CV ¹ (%)	N (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	P (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	K (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	Ca (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	Mg (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	N/P	CV ¹ (%)
<i>Qualea parviflora</i>	DC	62,0	16,7	12,21	9,6	0,601	10,8	3,55	15,7	4,62	27,1	1,69	19,1	20,4	8,2
<i>Qualea grandiflora</i>	DC	52,5	8,2	12,66	14,0	0,717	7,3	4,13	16,4	5,24	28,4	1,45	28,8	17,8	16,2
<i>Kielmeyera coriacea</i>	DC	57,0	12,0	11,48	10,6	0,741	9,7	5,09	19,0	6,46	9,4	1,25	21,4	15,5	8,8
<i>Caryocar brasiliensis</i>	DC	67,3	7,3	13,71	8,4	0,782	4,5	2,66	14,9	5,10	17,4	1,55	19,9	17,6	9,3
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	DC	70,9	9,4	13,82	23,6	0,712	6,1	5,42	27,4	8,55	22,3	2,30	26,7	19,4	22,8
<i>Dalbergia miscolobium</i>	DC	72,7	9,6	20,99	11,5	0,732	7,3	2,78	20,4	2,15	23,6	1,33	17,4	28,7	11,1
<i>Annona crassiflora</i>	DC	68,5	8,9	15,46	9,2	0,860	7,1	5,39	8,6	8,18	17,1	0,85	30,7	18,0	9,2
<i>Strphnodrendon adstringens</i>	DC	70,1	6,2	19,30	7,6	0,657	6,9	2,52	12,3	2,84	37,6	0,77	23,1	29,5	7,9
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	DC	67,6	10,1	14,42	17,0	0,690	8,7	6,93	24,9	11,29	38,4	2,36	26,0	21,0	16,9
<i>Plenckia populnea</i>	DC	71,1	12,1	14,90	16,2	0,876	5,9	4,79	19,9	5,89	26,0	1,97	29,3	17,0	15,4
<i>Ouratea hexasperma</i>	SV	70,2	6,1	14,14	11,8	0,749	5,6	4,04	19,8	10,07	17,6	1,93	30,7	18,9	9,8
<i>Erioteca pubescens</i>	SV	40,5	10,4	13,82	9,4	0,696	5,1	7,25	10,6	7,88	26,3	2,17	20,0	19,9	7,8
<i>Roupala montana</i>	SV	45,9	9,5	11,06	4,6	0,589	5,7	4,06	26,6	2,06	37,9	1,17	34,9	18,9	10,3
<i>Salacia crassiflora</i>	SV	43,3	8,6	14,09	10,4	0,701	9,9	4,71	36,0	3,48	65,2	1,12	42,9	20,2	11,2
<i>Styrax ferrugineus</i>	SV	53,8	7,0	14,03	13,6	0,756	9,3	4,70	15,1	4,74	23,0	1,68	16,3	18,6	11,5
Todas		60,9	18,4	14,41	18,3	0,724	10,9	4,53	30,8	5,90	47,7	1,57	31,9	20,1	19,5

*Fen = grupo fenológico (DC = decíduas, SV = sempre-verdes) ¹CV (%) = Coeficiente de variação.

Tabela 4: Teores de nutrientes por área e área foliar específica (AFE) das folhas maduras das espécies com maior índice de valor de importância (IVI) no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Espécie	Fen *	AFE (cm ² .g ⁻¹)	CV ¹ (%)	N _{area} (g.m ⁻²)	CV ¹ (%)	P _{area} (g.m ⁻²)	CV ¹ (%)	K _{area} (g.m ⁻²)	CV ¹ (%)	Ca _{area} (g.m ⁻²)	CV ¹ (%)	Mg _{area} (g.m ⁻²)	CV ¹ (%)	N/P _{area}	CV ¹ (%)
<i>Qualea parviflora</i>	DC	62,0	16,7	2,00	14,5	0,10	13,9	0,59	26,0	0,75	24,3	0,28	20,3	20,41	8,2
<i>Qualea grandiflora</i>	DC	52,5	8,2	2,43	16,8	0,14	10,7	0,80	21,8	1,00	25,2	0,27	25,4	17,76	16,2
<i>Kielmeyera coriacea</i>	DC	57,0	12,0	2,03	10,5	0,13	6,1	0,90	21,5	1,15	15,2	0,22	23,8	15,54	8,8
<i>Caryocar brasiliensis</i>	DC	67,3	7,3	2,04	9,9	0,12	8,2	0,40	17,7	0,76	20,1	0,23	22,3	17,56	9,3
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	DC	70,9	9,4	1,96	24,5	0,10	10,4	0,78	31,1	1,22	26,2	0,32	26,7	19,42	22,8
<i>Dalbergia miscolobium</i>	DC	72,7	9,6	2,91	14,5	0,10	7,5	0,38	18,8	0,30	28,6	0,19	23,8	28,73	11,1
<i>Annona crassiflora</i>	DC	68,5	8,9	2,27	13,7	0,13	11,7	0,79	11,5	1,20	15,6	0,12	26,1	18,01	9,2
<i>Strphnodrendon adstringens</i>	DC	70,1	6,2	2,76	8,8	0,09	5,7	0,36	13,0	0,40	35,3	0,11	21,2	29,46	7,9
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	DC	67,6	10,1	2,14	16,7	0,10	10,7	1,02	20,6	1,74	50,7	0,35	28,1	20,96	16,9
<i>Plenckia populnea</i>	DC	71,1	12,1	2,14	25,2	0,12	13,0	0,68	21,4	0,85	33,5	0,29	38,7	17,01	15,4
<i>Ouratea hexasperma</i>	SV	70,2	6,1	2,03	15,8	0,11	10,6	0,57	17,3	1,43	13,7	0,28	32,4	18,87	9,8
<i>Erioteca pubescens</i>	SV	40,5	10,4	3,45	16,9	0,17	12,9	1,80	14,5	1,98	32,4	0,55	26,9	19,85	7,8
<i>Roupala montana</i>	SV	45,9	9,5	2,43	12,0	0,13	8,6	0,90	31,4	0,45	38,7	0,25	31,4	18,89	10,3
<i>Salacia crassiflora</i>	SV	43,3	8,6	3,27	11,9	0,16	6,1	1,08	34,5	0,83	72,4	0,26	50,6	20,19	11,2
<i>Styrax ferrugineus</i>	SV	53,8	7,0	2,62	14,8	0,14	10,5	0,88	20,3	0,89	28,1	0,31	19,7	18,58	11,5
Todas		60,9	18,4	2,37	20,1	0,12	19,7	0,75	47,6	0,98	48,2	0,26	39,3	20,06	19,6

*Fen = grupo fenológico (DC = decíduas, SV = sempre-verdes) ¹CV (%) = Coeficiente de variação.

Tabela 5: Atributos das folhas senescentes das espécies com maior índice de valor de importância (IVI) no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Espécie	Fen*	N _{sen} (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	P _{sen} (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	K _{sen} (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	Mg _{sen} (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	Ca _{sen} (g.kg ⁻¹)	CV ¹ (%)	DifNP ³	DP ²
<i>Qualea parviflora</i>	DC	6,6	27,5	0,33	26,6	2,20	54,8	1,53	17,4	5,2	33,3	0,0	3,0
<i>Qualea grandiflora</i>	DC	8,3	17,7	0,32	16,9	1,83	31,9	1,18	32,5	5,4	26,9	8,0	3,6
<i>Kielmeyera coriacea</i>	DC	5,6	14,0	0,27	14,0	1,46	16,9	1,03	19,9	6,6	9,7	6,0	4,1
<i>Caryocar brasiliensis</i>	DC	6,6	9,7	0,22	24,1	2,01	36,6	1,54	26,6	6,2	14,7	13,2	4,2
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	DC	7,9	13,4	0,27	18,2	2,26	33,4	1,88	27,4	9,0	23,3	10,3	5,4
<i>Dalbergia miscolobium</i>	DC	14,4	9,1	0,29	30,9	1,72	47,0	1,45	18,7	3,4	22,8	25,1	15,6
<i>Annona crassiflora</i>	DC	7,8	13,4	0,36	16,0	2,85	42,8	0,56	56,7	10,8	18,7	3,8	2,4
<i>Strphnodrendon adstringens</i>	DC	11,5	13,8	0,30	36,7	1,47	26,5	0,80	30,5	3,8	31,3	12,4	13,2
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	DC	6,4	15,5	0,30	23,1	3,73	31,5	2,04	30,7	14,9	36,4	0,7	5,2
<i>Plenckia populnea</i>	DC	7,9	24,8	0,35	16,9	2,74	40,7	1,67	30,7	7,8	23,3	5,3	2,9
<i>Ouratea hexasperma</i>	SV	7,3	10,9	0,19	16,6	2,69	47,6	1,79	34,8	11,6	19,7	19,5	4,0
<i>Erioteca pubescens</i>	SV	6,8	20,5	0,30	13,3	4,16	75,3	1,76	33,4	10,3	19,7	3,6	9,1
<i>Roupala montana</i>	SV	6,6	16,3	0,38	22,5	2,33	27,8	1,08	43,1	3,3	28,4	-1,0	3,2
<i>Salacia crassiflora</i>	SV	10,6	13,1	0,53	12,0	3,78	39,7	1,08	38,0	4,6	35,0	0,3	3,5
<i>Styrax ferrugineus</i>	SV	9,0	15,4	0,46	14,0	1,50	26,0	1,29	23,9	7,2	22,1	1,1	3,2
Todas		8,2	28,4	0,32	26,2	2,45	35,7	1,38	30,7	7,3	46,3	7,2	7,7

*Fen = grupo fenológico (DC = decíduas, SV = sempre-verdes), ¹CV (%) = coeficiente de variação, ²DP = desvio padrão, ³DifNP = diferença da razão N/P entre as folhas verdes e senescentes.

Tabela 6: Parâmetros de ressorção das espécies com maior índice de valor de importância (IVI) no módulo ComCerrado no Parque Nacional de Brasília.

Espécie	Fen*	N ^{ER} (%)	CV ¹ (%)	P ^{ER} (%)	CV ¹ (%)	K ^{ER} (%)	CV ¹ (%)	Mg ^{ER} (%)	CV ¹ (%)	Ca ^{ER} (%)	DP ²	DifA ³ (%)	CV ¹ (%)	DifM ⁴ (%)	CV ¹ (%)
<i>Qualea parviflora</i>	DC	54,8	16,2	54,0	20,0	49,1	42,8	21,9	71,6	5,9	19,1	6,5	39,0	15,5	37,0
<i>Qualea grandiflora</i>	DC	39,8	31,3	59,1	13,2	59,4	20,5	25,4	64,0	4,6	16,1	6,6	31,6	9,3	55,3
<i>Kielmeyera coriacea</i>	DC	62,5	11,6	73,1	1,7	77,9	6,2	37,1	23,7	22,4	9,4	17,3	22,4	24,5	17,6
<i>Caryocar brasiliensis</i>	DC	55,4	9,9	74,0	9,0	31,3	67,7	9,2	158,5	-12,5	10,5	12,5	20,2	8,0	29,7
<i>Byrsonima coccolobifolia</i>	DC	46,3	41,4	66,8	10,1	62,9	17,4	28,0	21,4	7,4	9,3	3,8	49,6	12,4	36,4
<i>Dalbergia miscolobium</i>	DC	50,7	16,5	72,6	8,8	57,6	17,6	23,2	20,3	-11,4	9,6	15,5	40,4	29,2	14,9
<i>Annona crassiflora</i>	DC	57,0	12,1	64,5	7,0	55,2	34,6	47,9	35,0	-11,3	10,6	8,3	26,2	15,2	36,8
<i>Strphnodrendon adstringens</i>	DC	48,8	16,1	60,2	26,9	49,5	34,7	11,2	210,9	-17,7	17,8	13,1	13,6	14,8	9,1
<i>Byrsonima verbacifolia</i>	DC	57,0	31,2	59,8	15,5	51,1	18,9	21,7	54,2	-21,2	18,2	6,2	25,8	9,2	28,6
<i>Plenckia populnea</i>	DC	53,4	22,4	65,3	8,5	49,8	41,3	26,6	37,1	-16,1	9,5	8,6	17,4	13,7	30,4
<i>Ouratea hexasperma</i>	SV	54,7	13,4	77,5	6,4	42,3	55,4	18,5	135,5	0,3	13,2	4,3	54,5	13,4	22,0
<i>Erioteca pubescens</i>	SV	53,4	27,7	60,2	9,8	48,6	70,8	25,5	77,8	-23,3	18,1	3,8	32,4	7,9	21,3
<i>Roupala montana</i>	SV	45,4	20,9	41,4	28,8	46,8	21,5	17,3	99,3	-52,4	29,2	3,9	41,3	8,6	40,4
<i>Salacia crassiflora</i>	SV	30,7	14,1	31,0	24,9	25,8	70,1	10,2	108,5	-37,4	39,7	8,6	40,1	8,2	48,7
<i>Styrax ferrugineus</i>	SV	47,1	19,8	50,5	9,5	73,4	9,7	36,9	37,0	-25,5	17,1	7,8	18,9	18,1	16,0
Todas		50,5	15,6	60,7	20,8	52,1	26,2	24,0	44,4	-12,6	18,9	8,4	51,0	13,9	45,1

*Fen = grupo fenológico (DC = decíduas, SV = sempre-verdes), ¹CV (%) = coeficiente de variação, ²DP = desvio padrão, ³DifA (%) = diferença de área foliar com a secagem, ⁴DifM (%) = diferença de massa foliar entre folhas verdes e senescentes, ajustado pela diferença de área foliar.

Tabela 7: Datas de coleta das folhas verdes, instalação dos sacos de tule e coleta das folhas senesccidas, Todas as coletas foram realizadas entre março e outubro de 2013, Abreviações dos títulos das colunas: ID = código de identificação da espécie*, Verdes = data de coleta das folhas verdes e instalação dos sacos de tule, Senesc = data de coleta das folhas senesccidas,

ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc
Anncra	09/abr	17/set	Carbra	16/abr	17/ago	Kiecor	25/mar	05/jun	Quagra	11/mar	18/set
Anncra	16/abr	17/set	Carbra	25/mar	17/ago	Kiecor	14/mar	05/jun	Quagra	14/mar	18/set
Anncra	25/mar	17/ago	Carbra	15/abr	18/set	Kiecor	02/abr	05/jun	Quagra	02/abr	18/set
Anncra	21/mar	17/set	Carbra	09/abr	17/set	Kiecor	06/mar	05/jun	Quagra	19/mar	18/set
Anncra	02/abr	20/ago	Carbra	13/mar	20/ago	Kiecor	06/abr	28/jun	Quagra	06/abr	28/ago
Anncra	06/abr	28/ago	Carbra	19/mar	18/set	Ourhex	09/abr	08/out	Quapar	09/abr	17/ago
Anncra	08/abr	20/ago	Carbra	19/mar	20/ago	Ourhex	27/mar	17/set	Quapar	25/mar	17/ago
Anncra	16/abr	17/ago	Carbra	15/abr	20/ago	Ourhex	25/mar	24/set	Quapar	21/mar	17/set
Anncra	26/abr	17/set	Carbra	27/abr	20/ago	Ourhex	21/mar	24/set	Quapar	13/mar	18/set
Anncra	26/abr	17/set	Carbra	25/mar	17/ago	Ourhex	13/mar	18/set	Quapar	16/abr	17/set
Byrcoc	27/mar	05/jun	Dalmis	09/abr	17/ago	Ourhex	14/mar	01/out	Quapar	07/mar	20/ago
Byrcoc	25/mar	17/set	Dalmis	27/mar	05/jun	Ourhex	19/mar	01/out	Quapar	19/mar	20/ago
Byrcoc	25/mar	17/set	Dalmis	25/mar	17/ago	Ourhex	02/abr	01/out	Quapar	19/mar	18/set
Byrcoc	07/mar	20/ago	Dalmis	13/mar	18/set	Ourhex	08/abr	01/out	Quapar	02/abr	20/ago
Byrcoc	21/mar	17/set	Dalmis	21/mar	17/set	Ourhex	26/abr	08/out	Quapar	06/abr	28/ago
Byrcoc	11/mar	18/set	Dalmis	13/mar	20/ago	Plepop	16/abr	17/ago	Roumon	09/abr	08/out
Byrcoc	19/mar	18/set	Dalmis	19/mar	20/ago	Plepop	25/mar	17/set	Roumon	06/mar	08/out
Byrcoc	02/abr	18/set	Dalmis	02/abr	28/ago	Plepop	27/mar	17/set	Roumon	11/mar	08/out
Byrcoc	15/abr	18/set	Dalmis	15/abr	24/set	Plepop	14/mar	18/set	Roumon	19/mar	08/out
Byrcoc	26/abr	24/set	Dalmis	26/abr	17/ago	Plepop	14/mar	18/set	Roumon	14/mar	08/out
Byrver	16/abr	24/set	Eripub	25/mar	08/out	Plepop	27/mar	17/ago	Roumon	02/abr	08/out
Byrver	25/mar	17/ago	Eripub	06/mar	08/out	Plepop	02/abr	20/ago	Roumon	26/abr	08/out
Byrver	08/abr	18/set	Eripub	21/mar	08/out	Plepop	06/abr	28/ago	Salcra	09/abr	08/out
Byrver	09/abr	17/set	Eripub	14/mar	08/out	Plepop	06/abr	28/ago	Salcra	25/mar	08/out
Byrver	13/mar	20/ago	Eripub	08/abr	18/set	Plepop	06/abr	28/ago	Salcra	16/abr	08/out

Byrver	19/mar	18/set	Kiecor	09/abr	05/jun	Quagra	09/abr	17/set	Salcra	11/mar	08/out
Byrver	02/abr	18/set	Kiecor	27/mar	05/jun	Quagra	16/abr	24/set	Salcra	19/mar	08/out
Byrver	15/abr	18/set	Kiecor	06/mar	05/jun	Quagra	27/mar	17/set	Salcra	08/abr	08/out
Byrver	27/abr	18/set	Kiecor	21/mar	05/jun	Quagra	07/mar	18/set	Salcra	02/abr	08/out
Byrver	27/abr	18/set	Kiecor	13/mar	05/jun	Quagra	21/mar	17/set	Strads	16/abr	17/ago

ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc	ID	Verdes	Senesc
Strads	25/mar	17/ago	Strads	11/mar	18/set	Styfer	08/abr	18/set	Styfer	16/abr	17/set
Strads	13/mar	18/set	Strads	26/abr	05/jun	Styfer	26/abr	01/out	Styfer	13/mar	01/out
Strads	06/mar	05/jun	Strads	15/abr	05/jun	Styfer	11/mar	18/set			
Strads	21/mar	17/ago	Styfer	27/mar	01/out	Styfer	11/mar	01/out			
Strads	09/abr	17/ago	Styfer	25/mar	01/out	Styfer	11/mar	01/out			

*Código de identificação das espécies: Quapar = *Qualea parviflora*, Quagra = *Qualea grandiflora*, Kiehib = *Kielmeyera sp.*(híbrida), Kiecor = *Kielmeyera coriacea*, Ourhex = *Ouratea hexasperma*, Carbra = *Caryocar brasiliensis*, Eripub = *Erioteca pubescens*, Byrcoc = *Byrsonima coccolobifolia*, Dalmis = *Dalbergia miscolobium*, Annkra = *Annona crassiflora*, Roumon = *Roupala montana*, Salcra = *Salacia crassiflora*, Strads = *Stryphnodendron adstringens*, Styfer = *Styrax ferrugineus*, Byrver = *Byrsonima verbascifolia*, Plepop = *Plenckia populnea*